ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS „REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE“

ТОМ XV ВЫП. 4
BAND XV HEFT 4

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ · БИОМЕДГИЗ · МОСКВА · 1936

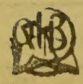
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
BEGRÜNDET VON AKAD. A. N. SEWERZOW

ТОМ XV
ВЫПУСК 4



УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
(БИОМЕДГИЗ)
МОСКВА—1936

Ответственная редакция: **А. М. Быховская и Л. Б. Левинсон**

Сдан в производство 4/X 1936 г. Тех. редактор Е. Болдырева
Подписан к печати 13/XII 1936 г. Выпускающий М. В. Аксенфельд

Уполн. Главлита Б — 33261. Биомедгиз № 424. $11^3/_4$ п. л. 18 авт. л.

Емк. л. 60 000 Зак. № 1377 Тираж 1 900.

15 тип. ОГИЗ треста „Полиграфкнига", М. Дмитровка, 18.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 4

ПУТИ ПОСТРОЕНИЯ ТЕОРИИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ[1]

С. Д. Муравейский

«Эмпирическое естествознание накопило такую необъятную массу положительного материала, что необходимость систематизировать его в каждой отдельной области исследования и расположить с точки зрения внутренней связи стала неустранимой... Но, занявшись этим, естествознание попадает в теоретическую область, а здесь методы эмпиризма оказываются бессильными, здесь может оказать помощь только теоретическое мышление».
Энгельс, Диалектика природы (1925, стр. 125).

Вопрос, подлежащий дискуссии о теории биологической продуктивности водоемов, является весьма сложным. Основная причина сложности заключается в том, что мы в настоящее время имеем мало и фактического материала, и четких установок в этом вопросе. Несмотря на то, что он поставлен давно, еще в начале XX столетия, до сих пор теоретические установки в вопросе биологической продуктивности водоемов плетутся в хвосте практики. В настоящее время мы имеем явное отставание теории от практики. То обстоятельство, что дискуссия перешла в фазу разрешения методологических установок, показывает, что мы еще не имеем сколько-нибудь оформленной точки зрения в вопросе теории биологической продуктивности. Действительно, как будет показано ниже, мы не имеем на сегодня сколько-нибудь оформленной теории биологической продуктивности, мы стоим лишь на пути установки вех, по которым должна пойти научная мысль для создания теории, которая дала бы практикам в руки настоящее оружие для интенсивного и полного использования биологической продуктивности водоемов всех типов (морей, озер, рек, водохранилищ, прудов и т. п.).

В настоящем выступлении мы предполагаем сделать попытку осветить некоторые вопросы, связанные с работой над созданием теории биологической продуктивности водоемов в том аспекте, как они нам лично представляются. Эти взгляды являются результатом исследовательской работы, главным образом над озерами, и не претен-

[1] Статья печатается в порядке обсуждения и представляет собой переработанный доклад на заседании семинара научных работников Научно-исследовательского института зоологии МГУ в марте 1936 г. Доклад послужил (вместе с докладом Л. А. Зенкевича) основой для развернутой дискуссии по проблемам биологической продуктивности водоемов на страницах «Зоологического журнала» (см. статьи Броцкой В. А. и Зенкевича Л. А. в вып. I, Карзинкина Г. С. в вып. 2, Винберга Г. в настоящем выпуске XV тома 1936 г.).

дуют на исчерпывание всего существующего фактического материала. Это обстоятельство, однако, ни в коем случае не должно ограничивать рамок поставленного вопроса, так как теория биологической продуктивности в своей основе должна быть единой для всех типов водоемов, начиная от океана и кончая небольшими прудами.

Под биологической продуктивностью водоемов мы понимаем свойство водоема в целом воспроизводить органическое вещество в виде живых организмов. Это определение биологической продуктивности получило всеобщее признание и не встречает возражений. В природе мы имеем аналогичное „природное тело" с теми же свойствами. Это почва. Поэтому совершенно законным является сравнение двух аналогичных явлений: почвенного плодородия и биологической продуктивности (плодородия) водоемов. Эти две категории плодородия еще более должны быть сближены в нашем представлении, так как и биологическая продуктивность водоемов, и плодородие почвы относятся к категориям сельского хозяйства: и в том и в другом случае источником кинетической энергии является световая, тепловая и химическая энергия солнечного луча. Однако к водоемам с полным правом приложим другой признак сельского хозяйства: органическое вещество в виде живых организмов создается из минеральных веществ крайне простого состава (химические элементы—кислород, азот, простые кислородные соединения—углекислота, вода, простые слои—сульфаты, фосфаты, нитраты и т. д.) (Вильямс). В отличие от земледелия и от животноводства как таковых, как двух отраслей сельского хозяйства, в водоемах мы имеем сложное единство элементов земледелия и животноводства, накопление энергии растительными организмами и перенос в животных этой накопленной энергии в том же водоеме. Пока биологические процессы в естественном водоеме протекают без вмешательства (без приложения) человеческого труда, эта сложная система в смысле соотношения элементов сельского хозяйства и животноводства зависит исключительно от природных факторов, регулирующих извне данный режим водоема (гидрологические и климатические факторы в первую очередь). В сельском же хозяйстве солнечная энергия задерживается на поверхности земли *при помощи человеческого труда*, причем эту энергию заставляют действовать дольше, чем это было бы при его отсутствии (Энгельс)[1]. Благодаря человеческому труду „такое накопление энергии происходит, собственно говоря, только в земледелии (при обработке полей). В скотоводстве происходит в сущности перенос в животных накопленной растениями энергии. Тут может итти речь о накоплении лишь в том смысле, что растения, идущие в пищу, таким образом, находят себе применение, а без скотоводства погибают без пользы" (Энгельс)[2]. Следовательно, принципы сельского хозяйства в применении к водоему могут иметь смысл лишь при условии приложения человеческого труда. Несмотря на то, что биологическая продуктивность водоема, как и плодородие почвы, является объективным свойством водоема или почвы, это объективное свойство во многом является относительным и определяется не только природными факторами, но и современными общественными отношениями и данным уровнем наших знаний о факторах плодородия и способах его изменения. „Хотя плодородие и является объективным свойством почвы, экономически оно все же постоянно предполагает известное отношение, отношение к данному уровню развития земледельческой химии и механики, и изменяется вместе с

---

[1] Письмо Марксу от 19 декабря 1862 г. Письма, изд. 1923 г., стр. 282.
[2] Письмо Марксу от 22 декабря 1862 г. Письма, изд. 1923 г., стр. 285.

этим уровнем развития" (Маркс)[1]. „Плодородие почвы не есть такое уж природное свойство почвы, как это может показаться: оно тесно связано с современными общественными отношениями" (Маркс)[2].

Ученые в капиталистическом обществе создали ряд сельскохозяйственных наук, среди которых одно из первых мест занимает агрономическая химия (Либих), они же многое сделали для создания учения о плодородии почвы, водоемы же с точки зрения биологической их продуктивности по существу были затронуты научной мыслью в весьма малой степени. Действительно, если в сельском хозяйстве мелиорация в той или иной степени могла быть применима как на небольших крестьянских участках земли, так и в крупных капиталистических сельскохозяйственных предприятиях, то в отношении мелиорации водоемов в капиталистическом обществе дело не пошло дальше мелкого прудового хозяйства, и реки, озера, тем более моря остались не только без влияния человека, но даже фантазия ученого не пошла дальше мелиорации прудов и мелких озер. Этим мы не хотим сказать, что деятельность человека не затрагивала биологических процессов в водоемах в целом: один только интенсивный вылов рыбы сильно изменил ход биологических процессов не только в континентальных водоемах, но и в морях и, может быть, в океане. Мы уверены, что в отношении биологических процессов феодальное море представляло собой иную картину по сравнению с морем капиталистического общества. Поставить перед собой задачи сознательного изменения биологической продуктивности в крупных водоемах ни один капиталистический предприниматель не мог и не может. Только социалистическое общество может поставить реально вопрос об изменении в нужную для народнохозяйственных задач сторону биологической продуктивности в крупных водоемах и даже в морях. Этот вопрос уже реален, он уже осуществляется рядом народнохозяйственных мероприятий нашей страны. Грандиозное строительство водохранилищ, каналов до неузнаваемости изменяет не только режим водоемов и их биологическую продуктивность, но и наши представления об этой биологической продуктивности, о факторах, ее обусловливающих, и о способах ее изменения. Осуществляемый проект реконструкции Волги изменит режим Каспийского моря, его биологическую продуктивность. Увеличение, например, ирригационной сети, увеличение применения удобрений в Средней Азии, несомненно, отразится на биологической продуктивности Аральского моря. Предстоящая интенсивная культура земель в Сибири, в бассейне рек, впадающих в арктические моря (Обь, Енисей, Лена и др.), несомненно, изменит биологическую продуктивность этих морей. Все более и более растущее применение удобрений в стране вызывает одновременно с полезным их действием в сельском хозяйстве смыв этих солей в реки, озера, моря; чем культурнее страна, чем больше она применяет удобрений, тем больше происходит „искусственное" удобрение водоемов. Этот отрицательный для сельского хозяйства фактор смыва части удобрений является весьма благоприятным для повышения продуктивности водоемов, игнорировать его нельзя, самый же процесс смыва питательных солей не должен протекать стихийно.

Грандиозный процесс применения человеческого труда в целях повышения или вообще изменения биологической продуктивности водоемов начался. Однако есть основания думать, что на первых порах этот процесс явится процессом, подчиненным гидротехническому

---

[1] Капитал, т. III, ч. II, 8-е издание, 1931 г., стр. 468.
[2] Сочинения, 24 т., стр. 262.

строительству как строительству энергетическому, транспортному или ирригационному. Комплексное разрешение проблемы в каждом отдельном случае явится наилучшим. Полагаем, что в самом недалеком будущем проблема изменения биологической продуктивности крупных водоемов станет как таковая в совершенно самостоятельном виде и явится для ряда объектов ведущей в гидротехническом строительстве. Все это говорит о большом значении и большой роли теории биологической продуктивности, которая неотделима от практики, от народнохозяйственных задач. Значительным тормозом в создании теории биологической продуктивности является недостаточный уровень развития наших теоретических знаний о биологических процессах, протекающих в водоемах. Столь молодая наука, как гидробиология, выходит из своего начального периода развития. Этот выход характеризуется вовлечением в сферу изучения водоемов и их биологической продуктивности смежных дисциплин, без которых невозможно разрешение вопросов биологической продуктивности (как и плодородия почв): микробиология, биологическая химия, химическое почвоведение, геохимия, геология в части учения об образовании осадков и их диагенеза,—вот новые союзники этой молодой науки. Физиология водных животных и растений в учении о биологической продуктивности водоемов приобретает первенствующее (как и в земледелии и животноводстве) значение. Гидрология (об этом будет сказано ниже) в ее биогидрологической части делается ведущей в этом учении.

Мы еще не имеем теории биологической продуктивности в том виде, который необходим народному хозяйству, в частности рыбному. Причина этому—указанная выше молодость всей проблемы, с одной стороны, и социально-экономические отношения в капиталистическом обществе, тормозящие до сих пор развитие этой проблемы в мировой науке,—с другой. Только в условиях социалистического общества она может быть разрешена полностью. Если со времени первых положений агрономической химии Либиха прошло почти сто лет и все же на сегодня даже у нас „нет единого научного представления о плодородии почв“ (Муралов, 1936), то становятся совершенно понятными большие трудности, лежащие на пути создания теории биологической продуктивности водоемов, в большой мере зависящей от степени разработки проблемы плодородия в сельском хозяйстве. Теории биологической продуктивности пока еще нет, она только рождается, создается и немалое место уже сейчас в этом создании занимают наши советские ученые. Только та теория биологической продуктивности, которая исходит из принципа возможности применения человеческого труда к повышению (или вообще к изменению) биологической продуктивности в водоемах, явится действительной подлинной теорией. Эта возможность применения человеческого труда, возможность активного вмешательства в биологические процессы как в отдельном водоеме, так и в сложной системе их имеется пока только в нашей стране. Поэтому не является случайностью, что вопросы биологической продуктивности сильно волнуют именно советских гидробиологов, справедливо считающих, что их основная и главная задача—работа над вопросами биологической продуктивности.

Теория биологической продуктивности должна разрешить с нашей точки зрения следующие вопросы народнохозяйственного значения.

1. Использование населения водоема. Например, лов и разведение рыбы, моллюсков, раков, голотурий, разных других беспозвоночных и позвоночных и т. д., использование водорослей, высшей водной растительности и т. д. На первом плане, конечно, стоит рыба, использование рыбных богатств, рациональное рыбное хозяйство.

2. Использование определенных биологических процессов, протекающих в водоемах. К этой категории относятся самоочищение водоемов от вносимых „культурных“ загрязнений, в частности промышленностью и городами, борьба с цветением в водоемах, используемых для питьевого и промышленного водоснабжения, борьба с цветностью воды, запахом и т. п. в этих же водоемах, учет агрессивных свойств воды (действие этих вод на бетон и другие материалы, биологическая их защита), использование иловых и других донных отложений биогенного порядка — лечебные грязи и т. п., торф, различные битумы в широком смысле слова, пигменты, каротиноиды и т. п.

Нам могут возразить, что в таком виде применение теории биологической продуктивности является всеобъемлющим и сама теория должна превратиться в „полный курс гидробиологии“ и перекрыть не только гидробиологию, но и часть смежных с ней дисциплин. В ответ на это возражение я сошлюсь на теорию плодородия почвы; эта теория не разрабатывается для какого-нибудь отдельного вида растений или для какой-нибудь одной разновидности почв. Теория плодородия почвы разрабатывается применительно ко всем культурным, а также лесным и луговым растениям и охватывает все процессы, протекающие в почвах. Ясно, что всякое ограничительное толкование применения теории биологической продуктивности в водоемах, в частности только для рыбного хозяйства, явилось бы только частным случаем применения теории. Оба вышеуказанных раздела в основе имеют способность водоема в целом воспроизводить органическое вещество в виде живых организмов и оба раздела основываются на биологических процессах, в схеме общих всем водоемам. Вот почему речь должна итти не только об использовании населения водоема, но и об использовании определенных биологических процессов, протекающих в нем.

Проблема биологической продуктивности водоема—проблема водоема как целое. В этом отношении биологическая продуктивность водоема качественно резко отличается от понятия плодородия почвы в земледелии (отдельных участков, видов почв и т. д.). Только с большой натяжкой иногда можно говорить о биологической продуктивности отдельных участков водоемов. В этом отношении биологическая продуктивность водоемов и плодородие почв имеют общего весьма мало и пути развития теории биологической продуктивности и теории плодородия поэтому различны. Аналогию в этом отношении между ними провести трудно.

Если теория плодородия почв имеет дело только с растениями как конечными продуктами, то теория биологической продуктивности водоемов имеет дело и с растениями, и с животными — как конечными продуктами, связанными единством процесса воспроизводства органического вещества в водоеме. Это—второе отличие биологической продуктивности водоемов от плодородия почв.

Ясно, что в центре внимания теории биологической продуктивности должен стоять организм как таковой, обладающий определенной адаптивностью к окружающей среде и связанный определенными биоценотическими отношениями с другими организмами. Организм как таковой является неотъемлемой частью водоема—целого. Процессы синтеза и разложения органических веществ охватывают все организмы водоема и их производные. Одновременно процесс синтеза органического вещества из неорганического локализован исключительно в растительных организмах. Следовательно, проблема биологической продуктивности водоема—это проблема водоема как целого. Ясно, что мы никогда не сумеем подойти к проблеме водоема как целое

с точки зрения его биологической продуктивности, если не будем в курсе адаптаций отдельных организмов к условиям среды, адаптаций структуры, формы и в особенности функций в поведении на основе физиологических процессов в этих организмах. Однако эта „экологическая" проблема неотделима от проблемы водоема как целое и, мало того, подчинена последней и входит составной частью в нее.

Это обстоятельство дает уже большую возможность наметить путь, по которому должно итти создание теории биологической продуктивности водоемов. Это путь изучения водоема как целого.

Заслуга послевоенной гидробиологии состоит в том, что она поставила вопрос об изучении водоема как целого. Особенно много в этом отношении сделали гидробиологи, работающие над озерами, в частности американская школа Берджа—Джюдая и шведско-германская Тинемана—Наумана.

Американская школа дала много нового, весьма ценного материала по физико-химическим условиям среды, по выявлению биологических процессов, протекающих в озерах, в частности с участием микроорганизмов, по динамике биогенных элементов (веществ), по химизму планктона и отдельных организмов, по химизму растворенного органического вещества (работы Берджа, Джюдая, Фреда, Домогалла, Петерсона и др.). У американской школы, собственно говоря, впервые заостряется внимание исследователя на водоеме как целом. Эти исследования являются классическими. Школа Тинемана—Наумана главное свое внимание с 1917 г. обратила на „сравнительно-биологическое" озероведение по выражению Тинемана. Тинеман считал, что „при построении чисто научного сравнительно-биологического озероведения будут получены также основания для рационального использования озер в рыбном отношении". Школа Тинемана—Наумана является также основательницей так называемого „учения о типах озер". В связи с этим учением Тинеман поставил достаточно четко вопрос об изучении водоема, озера как целого. Эта постановка вопроса — большая заслуга Тинемана. Однако все методологические установки, которые Тинеман положил в основу представления о водоеме как целом, являются совершенно неприемлемыми. Эти методологические установки получили распространение среди некоторой части исследователей за границей и у нас в СССР.

Тинеман „целое" понимает в смысле Дриша, считая, что только целесообразное образует целое и что органической природе соответствует особый вид причинности—„причинность целокупности", а цель и направление всему живому дает метафизическая аристотелева энтелехия. Это понимание целого Тинеман переносит и на биоценоз. „Да,—говорит он,—мы верим, что здесь (в биоценозе) играет известную роль дришевское понятие целого, но пока еще этого не знаем". Такая установка логически приводит к пониманию биоценоза как о р г а н и з м а в ы с ш е г о п о р я д к а и, наконец, ко взгляду на озеро как на микрокосм, т. е. замкнутую в себе равновесную систему. „Озеро,—говорит он,—это о р г а н и з м в ы с ш е г о п о р я д к а, органы которого находятся в тесном взаимоотношении". Его схема этого о р г а н и ч е с к о г о ряда такова: вид—род—биоценоз—водоем. Главная задача исследования озер сводится по Тинеману к задаче „охарактеризовать единство биоценоза и биотопа, представить происхождение видов у озер, это единство сгруппировать и создать систему"[1].

---

[1] Представление о водоеме (озере) как организме высшего порядка родственно аналогичным идеалистическим представлениям о почве и в особенности о ландшафте. Эти представления оказали значительное влияние на авторов представления о водоеме как организме высшего порядка.

Верещагин в основном разделяет эти взгляды. По его мнению „каждое озеро есть микрокосм, организм, состоящий, однако, не более как из суммы своих частей". Не понятно, однако, как это организм может состоять из „суммы" своих частей?

Однако нельзя согласиться с С. А. Зерновым, который проблему целого водоема (в части взаимоотношения водного организма и среды) трактует с точки зрения якобы тождества среды и организма. „Водяной организм,— говорит он,— неотделим от окружающей среды и, поскольку он для среды часто бывает осмотически проницаем, он образует с ней одно целое".

Идея целого есть универсальная идея, ибо изучение всякой системы предполагает не только аналитическое изучение по частям, но и синтетическое изучение как целого, специфические закономерности целого не могут быть изучены по частям, отдельное не изучают иначе как в той связи, которая имеется с общим и приоритет целого над частью есть признак всякой реальной совокупности, а не только организма. „Отдельное не существует иначе как в той связи, которая ведет к общему. Общее существует лишь в отдельном, через отдельное. Всякое отдельное есть (так или иначе) общее. Всякое общее есть частичка (или сторона, или сущность) отдельного... Всякое отдельное тысячами переходов связано с другого рода отдельными (вещами, явлениями, процессами)". (Ленин)[1]. Эта идея целого ясна и проста. Гораздо труднее изучить данный объект как целое. Путь к этому изучению — изучение общих закономерностей, характеризующих объект как целое и его взаимоотношения с частями.

Какая же дисциплина ставит своей задачей изучение водоема как целого? Гидробиология — это наука о закономерностях, относящихся к взаимоотношению между водной средой и населяющими ее организмами (Зернов, 1929). Или, в более новой формулировке, наука, изучающая причинную связь и взаимоотношения между водными организмами и окружающей их средой — как живой, так и мертвой (Зернов, 1934). Антитезой гидробиологии является аэробиология. Следовательно,— это дисциплина „экологическая". История гидробиологии показывает, как чисто фаунистическое направление этой ветви биологии постепенно превратилось в направление экологическое. В 1917 г. Тинеман (1917) при реорганизации Пленской станции сформулировал задачи гидробиологии как дисциплины, ставящей задачу изучения взаимодействия между средой (Lebensraum) и организмами (Organismenwelt) в континентальных водоемах (Binnengewässer). Это определение полностью подходит и для морских водоемов. Пирожников, отражая точку зрения С. А. Зернова, считает, что „целью гидробиологического исследования какого-либо водоема является изучение прежде всего растительного и животного мира этого водоема в его связи между собой и окружающей средой... Элементы гидрологии (в широком смысле) представляют необходимые данные о факторах окружающей среды. В гидробиологии они играют подсоб-

---

Берг определяет ландшафт как сообщество высшего порядка, сообщество сообществ, „организм» (в кавычках). Гладцын идет гораздо дальше и кавычки раскрывает: «При естественном развитии ландшафта,—говорит он,— можно установить в нем определенный план, по которому ландшафт постепенно изменяет свою физиономию, стремясь неуклонно к какому-либо заключительному и устойчивому выражению. Наличие такой тенденции сближает развитие ландшафта с развитием организма. Сходство это, отмеченное первоначально, скорее, может быть метафорически, имеет на самом деле внутренние причины, кроющиеся в существовании единого плана развития».

[1] К вопросу о диалектике, Ленинский сборник, XII, 1930, стр. 325.

ную роль. На первом же плане должен быть всегда организм". История гидробиологии, методы работы, современное содержание этой дисциплины говорят о том, что эта наука имеет полное право на самостоятельное существование в рамках экологии. Она является одной из важнейших дисциплин, дающих основной биологический материал при изучении водоема как целого, но она не может по своему существу, содержанию и методу дать представление о водоеме как целом. Являясь в полном смысле слова биологической дисциплиной, она ограничена в рамках определенных исследований, определенного метода этих исследований.

Изучение водоема как целого — задача другой науки — гидрологии. Мы еще не имеем полной ясности в задачах и предмете этой дисциплины. Громадное значение этой дисциплины в водном хозяйстве неоспоримо. Развивающееся гигантское водное хозяйство в нашей стране предъявляет огромные требования к этой науке. Наши гидрологи, не в пример иностранным, много сделали для того, чтобы выяснить задачи этой дисциплины, ее отношение к другим смежным дисциплинам. Дискуссия не закончена и по настоящее время (Глушков, Великанов, Верещагин, Россолимо и др.). Глушков (1915) определял гидрологию как „науку, изучающую жизнь воды на земном шаре". Под „жизнью" он подразумевал все процессы, связанные с водой как таковой. В 1931 г. он же утверждает, что „гидрология как наука о воде должна охватить всю воду в природе, где бы она ни была (следовательно, и воду в организмах. С. М.), так как народное хозяйство совсем не ставит вопрос: дай мне речную воду, дай мне озерную воду, а требует найти воду, где бы она ни была — под землей, на земле, в виде атмосферных осадков; также академическое деление на моря и воды суши решительно стираются в самых важных узловых точках народного хозяйства — в устьях рек и на побережьях: вся морская гидротехника хорошо знает это. „Такое определение гидрологии нас не удовлетворяет. Мы считаем, что задачи и цели науки нельзя формулировать, исходя из потребностей строительства (гидротехнического) в данный момент, из потребностей „найти" воду. Деление на моря и воды суши не является таким уж академическим: взаимодействие между водами океана и водами суши есть основное взаимодействие водных масс земного шара.

С другой стороны, несмотря на то, что воды суши составляют только тысячные доли вод океана, значение их колоссально: здесь идут основные химические реакции биосферы. „Наземная вода суши находится в таком интенсивном движении, в таком химическом обмене, перед которым отходит на второй план превышающая ее в тысячи раз масса воды океана, в главной своей части холодная, инертная и мало подвижная" (Вернадский, 1933). Расширив задачи гидрологии поистине без предела (вся вода, где бы она ни была), Глушков тут же сужает эти же задачи до уровня второстепенной прикладной науки. В особенности нельзя согласиться с Глушковым, что гидрология — это наука о воде (как таковой), а не о каких-то строго ограниченных природных процессах. В данном случае вода лишь является объектом изучения так же, как объектом изучения может явиться любое химическое соединение. Верещагин (1935) обосновывает точку зрения, что „объектом гидрологии является не вода вообще, где бы она ни находилась, а водная оболочка земли — гидросфера". Под гидросферой он понимает совокупность водных объектов или воды земли, тем самым его определение гидросферы совершенно отличается от определения Вернадского (гидросфера — воды океана). Под водным объектом Верещагин понимает водоемы —

моря, озера, реки и т. д. В его понимании объектом гидрологии является уже не вода как таковая, а водоем. Великанов (1932) гидрологию суши сводит к учению о стоке воды, понимая под стоком исключительно механическое движение воды.

Мы принуждены в настоящей работе совершенно кратко остановиться на критике существующих определений гидрологии как науки и на нашем понимании гидрологии, так как нами по этому поводу подготовляется к печати самостоятельная работа.

Взгляды Глушкова, являющегося одним из крупных авторитетов в области гидрологии, в последнее время подверглись значительной эволюции. Рассматривая путь развития гидрологии в историческом разрезе, он приходит к выводу о необходимости пересмотреть наши установки в понимании гидрологии и предлагает базироваться на „географо-гидрологическом методе". „В прошлом, — говорит он,— мы были свидетелями постепенного роста гидрологии как науки, начавшейся со скромного места подотдела физической географии, созерцательно и поверхностно констатировавшего общие свойства вод земного шара, через гидрометрию, охватывающую детали явлений, через гидрографию, дававшую сводную характеристику водных объектов, через первоначальную гидрологию, устанавливавшую соотношение между элементами явлений, через генетическую гидрологию, требовавшую причинного анализа явлений, до комплексной гидрологии, связавшей воедино все части этого „органического" целого, до географо-гидрологии, связавшей гидрологический комплекс с природным комплексом, и, наконец, до связи этих комплексов с комплексом народного хозяйства". Этот взгляд Глушкова во многом отвечает нашим взглядам на предмет гидрологии.

При определении гидрологии как науки мы исходим из утверждения о существовании на земном шаре определенного взаимоотношения между океаном и водами суши. Это взаимоотношение мыслится как основное взаимодействие водных масс земного шара. В свою очередь этот сложный процесс взаимодействия, выражающийся в обмене водных масс океана и суши, является процессом историческим. Водный сток суши в историческом аспекте есть процесс обратимый. Самый же процесс стока суши не есть простое механическое перемещение воды: факторы физические, химические, биологические, геологические, географические в своем взаимодействии определяют не только характер (качество) механического перемещения воды, но одновременно обусловливают и круговорот веществ в этом процессе, а так как водный сток суши в историческом аспекте есть процесс обратимый, то его нельзя рассматривать изолированно от основного взаимодействия водных масс земного шара, изолированно от обмена водных масс океана и вод суши. Следовательно, процесс стока охватывает как воды суши, так и воды океана. Это единый процесс, познание которого возможно только на основе единства противоположностей, познания единства качественно различных, противоречивых процессов, возникающих в результате обмена водных масс океана и водных масс суши. Этот единый процесс мы называем процессом стока.

Итак, сток — это сложный процесс, определяющий взаимоотношения между океаном и водами суши, процесс обмена водных масс океана и суши, процесс исторический, в котором факторы геологические, географические, физические, химические, биологические не только определяют самый обмен и его характер, но и обусловливают круговорот веществ во всем процессе стока и в каждом водоеме (водном объекте) в частности.

Следовательно, каждый водоем со своей качественной специфичностью представляет собой одну из фаз (частей) этого процесса стока, следовательно, и круговорот веществ в данном водоеме является в основном функцией круговорота веществ в результате процесса стока в целом. Ни один водоем в историческом аспекте в этом отношении не является изолированным. Ясно, что в данном понимании ни один водоем не может рассматриваться как микрокосм, как организм высшего порядка, а лишь как отдельное звено всего процесса стока. Целое водоема весьма относительно и определяется той ролью и местом, которое данный водоем занимает в процессе стока. Одновременно во всем процессе стока совершенно резко выступает принципиальное различие вод суши и вод океана.

Итак, гидрология — это наука о процессах стока (мирового). Исходя из принципиального различия вод океана и вод суши, гидрология делится на океанологию (гидрология океана и морей) и лимнологию (гидрологию суши)[1].

Роль в этом процессе стока биологических и химических процессов громадна, и биологи (и химики) их изучают. Это изучение идет по линии изучения всего процесса стока в целом и по линии изучения отдельных его фаз, отдельных проявлений этого процесса. Изучая процессы стока с биологических позиций, биолог в конечном счете имеет дело не с абстрактными „биологическими“ процессами, а с организмами и их продуктами, обусловливающими биологические процессы в водоемах, но к изучению этих процессов он подходит со стороны гидрологической проблематики (проблема стока), неизменно встречаясь на определенном этапе работы с гидробиологом-экологом, изучающим водный организм с точки зрения его адаптации, взаимоотношения со средой. Ясно, что в центре внимания такого биолога будет не организм как таковой, а водоем в целом, и разрешать эти биологи будут проблему гидрологическую.

Отрасль гидрологии, изучающую процессы стока с биологических позиций, мы еще в 1933 г. предложили называть б и о г и д р о л о г и е й. Отрасль гидрологии, изучающая процессы стока с химических позиций, по аналогии должна называться химической гидрологией (Бруевич). Гидрохимия же — это химия природных молекул воды в чрезвычайном разнообразии их комбинаций (Вернадский, 1933).

Соответственно биогидрология делится на б и о о к е а н о л о г и ю и б и о л и м н о л о г и ю.

В. Броцкая и Л. Зенкевич (1936), рассматривая проблему водоема как целое и роль этой проблемы в теории биологической продуктивности водоемов, приходят к выводу, что „все основное и

---

[1] На протяжении последних лет (с 1932 г.) ведется дискуссия об определении лимнологии как самостоятельной дисциплины и ее задачах. В дискуссии у нас в СССР принимали участие Верещагин, Россолимо, Молчанов, Муравейский и др. 31 мая — 1 июня 1934 г. Академией наук СССР было созвано по этому вопросу специальное совещание, на котором выступали указанные выше товарищи. Выявились две основные точки зрения в вопросе определения лимнологии: одна точка зрения, трактующая лимнологию как науку об озерах, имеющих свою особую качественную специфичность, отличную от других водоемов суши (Верещагин, Россолимо, Молчанов), и другая точка зрения (Муравейский), понимающая под лимнологией гидрологию суши, утверждающая невозможность выделения специфики озера в той части процесса стока, который протекает на суше (пример: озеро — водохранилище — река и т. д.). Судя по трудам Международного лимнологического объединения (1922 – 935), это объединение также стоит на последней точке зрения (лимнология соответствует немецкому термину Binnengewässerkunde). Заслуживает внимания деление Берджем и Джюдаем (1934) озер на два типа по признаку их отношения к стоку: drainage lakes и seepage lakes. Принадлежность к тому или иному типу обусловливает специфические биологические процессы в озерах.

специфическое содержание современной гидробиологии неизбежно передвигается в комплекс геофизических дисциплин", так как „изучать водоем с биологических позиций без полного перенесения сюда всей проблемы биологической продуктивности нельзя, а раз проблема биологической продуктивности переходит в биогидрологию (пользуемся терминологией Муравейского), то неизбежно с ней вместе должно перейти и изучение тех индивидуальных и групповых особенностей организмов, которые в зависимости от других организмов и от факторов внешней среды создают те или иные формы и процессы биологического продуцирования". В. Броцкая и Л. Зенкевич были бы правы, утверждая, что проблема биологической продуктивности водоемов есть проблема в основном гидрологическая и как таковая передвигается в определенной мере в комплекс геофизических дисциплин. Это, однако, совершенно не означает, что все основное и специфическое содержание современной гидробиологии передвигается одновременно в комплекс геофизических дисциплин. Проведем некоторую аналогию биологической продуктивности водоемов с плодородием почвы. Плодородие почвы изучает наука почвоведение. Почвоведение — это наука частично комплекса геофизических дисциплин и частично биологических. В настоящее время в основном учение о плодородии почвы передвинуто в комплекс наук геофизических. Означает ли это, что в почвоведение перенесена вся проблема плодородия? Нет не вся: все, что относится к физиологии культивируемого растения как таковому, к экологии культивируемых форм, относится к специальным дисциплинам. Аналогично в водоеме все, что относится к физиологии, экологии отдельных организмов или группы их, есть предмет изучения гидробиологии, все же, что относится к процессам в водоеме, в которых организм как таковой играет подчиненную роль или является участником данного процесса, обусловливающего свойство водоема воспроизводить органическое вещество и организмы, является предметом изучения биогидрологии. Ясно, что дело не в изменении названия „биогидрология" будто бы вместо „гидробиология", а в принципиальном отличии этих двух дисциплин. Если бы этого глубокого принципиального различия не было, не было бы смысла В. Броцкой и Л. Зенкевичу говорить о „передвижении гидробиологии в комплекс геофизических дисциплин".

Из всего вышесказанного можно сделать вывод, что биологическая продуктивность водоемов представляет собой явление в процессе становления и постоянно изменчивое. Пока мы не знаем ни одного постоянного фактора, определяющего биологическую продуктивность, так же как мы не знаем ни одного постоянного фактора, определяющего плодородие почвы (Рессель). Сплошной эмпиризм господствует пока в наших способах, методах определения биологической продуктивности того или иного конкретного водоема. Бесспорно, мы имеем целый ряд блестящих работ по определению биологической продуктивности моря и водоемов суши, имеющих определенное народнохозяйственное значение. Эти работы пока еще только вводят нас в круг проблем биологической продуктивности, но не разрешают проблемы. Большой интерес в этих работах представляют попытки применения теории минимума Либиха (Шрейбер, Успенский) для определения „продуктивности воды" данного водоема и попытки применения теории Митчерлиха совокупного действия факторов.

Применение последних теорий для определения биологической продуктивности основывается на качественной специфичности воды

того или иного водоема в результате биологических и химических процессов, протекающих в этом водоеме. Вода как таковая является основным веществом водоема и качественная ее специфичность в первую очередь должна быть определена при построении теории биологической продуктивности водоемов. Природа воды поверхностных водоемов (океана, озер, рек и т. п.) мало до сих пор привлекала внимание исследователей. Считается, что в воде водоемов мы, как правило, находим растворенные соли, взвешенные в воде минеральные частицы, минеральные и органические коллоиды, газы, растворенные органические вещества, организмы и продукты их распада. Качественная специфичность воды (хотя бы и в пределах указанного комплекса) не привлекала внимания исследователей-биологов. Пока эта проблема не выходит еще из рамок методологической проблемы. Природная вода в последнее время особенно привлекает внимание химиков. Оказывается, что процесс растворения солей не является простым физическим процессом, а сопровождается глубоким изменением структуры воды как растворителя. С другой стороны, вода в организмах, повидимому, также находится в особом состоянии (Садиков). Тяжелая вода (дейтерий) и ее нахождение в природной воде в количестве около 1/6 000 также во многом должны изменить наше представление о специфичности воды в природных водоемах и т. д.

Методологическая постановка вопроса о качественной специфичности воды не раз была предметом различных суждений. Укажу хотя бы на представляющие интерес для нас точки зрения Гендерсона и Вернадского. Гендерсон рассматривает воду как таковую как вещество, обладающее особыми признаками, принципиально отличными от признаков других неорганических соединений. „Вода сама по себе, так, как она образовалась в космической эволюции, необходима для всех жизненных процессов,— говорит Гендерсон,— и ее *приспособленность* в этом отношении не менее удивительна и многостороння, чем *приспособление организма*, выработавшееся в течение органического развития" (разрядка наша. С. М.). Эта точка зрения Гендерсона согласуется с его взглядом о „биоцентричности вселенной в самом своем существе".

Вернадский рассматривает воду как минерал. Вода земной коры в целом—это „единое тело, хотя и разъединенное на отдельные части". Вернадский исходит из представлений Гендерсона, что „вода среди всех соединений химии стоит резко отдельно по всем тем ее свойствам, которые являются необходимыми для жизни. Природная вода как бы *предназначена* для жизни, и с жизнью связана она одна из всех химических соединений". И далее: „Эта тесная связь воды с жизнью не может быть игрой случая: она указывает на закономерность явления, на определенную организованность земной коры. Вода и живое вещество—*генетически связанные части этой организованности*". Но спрашивается, какие свойства воды обусловливают эту генетическую связь? Тех свойств воды, о которых говорит Гендерсон, недостаточно для обоснования этой точки зрения при взгляде на воду как минерал. Поэтому Вернадский признает за водой свойство „одухотворяться": организмы по Вернадскому в согласии с Р. Дюбуа представляют собой „оживленную" или „одухотворенную" воду—„L'eau animée", поэтому вода „определяет общественный уклад, быт и существование даже самого человека". Эта точка зрения представляет значительные преимущества для тех, кто рассматривает водоем как организм высшего порядка. Эта спекулятивная, не обоснованная никакими научными данными точка зре-

ния является весьма удобной для обоснования того „единства“, которое существует будто бы в водоеме—„организме“. Одно дело—совершенно правильно придавать биологическим процессам первостепенную роль в изменениях, которым подвергается вода как таковая в природных водоемах, другое дело—приписывать воде сверхъестественные свойства, исходя из взгляда на громадное значение биологических процессов. Это существенное „добавление“ об „одухотворенности“ воды к другим качествам воды является более или менее логичным при взгляде на воду как на минерал. Тем самым возникает справедливое сомнение в правильности утверждения, действительно ли вода является минералом, не является ли вода иным природным телом с иной качественной специфичностью, чем минерал.

Такое сомнение с нашей точки зрения имеет основание, тем более что взгляд на воду как на минерал дает слишком мало для представлений о биологической продуктивности водоема и качественную специфичность воды природных водоемов не объясняет. В учении о биологической продуктивности водоемов представление о воде этих водоемов должно охватить не только растворенные соли, газы, но и все находящиеся в воде организмы, органические вещества как растворенные, так и коллоидальные и т. д. Нет такой воды поверхностных водоемов, в которых не были бы в той или иной степени растворены (или не находились бы в коллоидальном состоянии) органические вещества. Вернадский считает, например, что количество только одних бактерий в море и реках (в процентах) равно порядку ионов пресной воды (Вернадский, между прочим, считает, что в бактериях океана и водоемов суши заключена основная масса „оживленной воды“). Громадную роль в процессах, совершающихся в воде природных водоемов, играют продукты распада организмов (растительных и животных). Эти продукты распада в конечном счете во многом определяют органические отложения на дне водоемов. Мы обязаны Ваксману новыми представлениями о природе почвенного гумуса, его генезиса и образования лигнино-протеинового комплекса в результате разложения органических остатков при помощи организмов. По Ваксману, если остатки подверглись такому разложению и анатомическая структура организма частично разрушена, даже если можно еще различить первоначальную структуру, то можно сказать, что вещество перешло в гумус. Он с большим правом проводит аналогию между гумусом почв и изученным им гумусом океанических отложений (Ваксман, 1933). С другой стороны, находящийся в толще воды так называемый детрит представляет собой растительные и животные остатки в процессе их разложения со своим специфическим бактериальным населением (Ваксман, Карей и Рейзер). Природа этого детрита, имеющегося в каждом водоеме, населенном организмами, конечно, несколько иная, чем природа тех же растительных и животных остатков, находящихся в процессе разложения в отложениях, где эти остатки („истинный гумус“) являются интегральной частью всего донного отложения в целом. Однако согласно точному определению понятия „гумус“ детрит в толще воды также является „гумусом“. Отличие этого детритного гумуса от гумуса отложений заключается, видимо, только в том, что последний представляет одно целое с донным отложением, а первый находится во взвешенном (так или иначе) состоянии в воде водоема, но природа его—природа „истинного“ гумуса, тем более что поверхностный слой донных отложений характеризуется как раз присутствием этого детрита. Все это дает некоторое основание принимать детрит в толще воды за своеобразный гумус воды водоема.

Этот гумус, плюс органические вещества в коллоидальном состоянии, плюс органические вещества в растворенном состоянии, плюс растворенные „питательные“ соли (соединения азота, фосфора, калия и т. д.), плюс растворенные в воде минеральные соли (определяющие основной солевой состав воды), плюс растворенные газы, плюс бактерии (а также энзимы)—все это в целом создает то, что называют средой для водных организмов, специфичной для всех природных водоемов, начиная от океана и кончая лужей. Эта среда в целом (а не вода как минерал) является специфической для природных водоемов, в которых живут те или иные животные и растения. Только такое представление о воде с нашей точки зрения имеет значение для учения о биологической продуктивности водоемов.

В природе мы имеем аналогичное этой „воде“ природных водоемов образование или, как принято называть, „природное тело“. Это—снова почва. Единственное отличие—отсутствие минерального скелета в „воде—почве“ водоемов. Однако это отличие в значительной степени стушевывается при подробном рассмотрении существующего сходства между „водой—почвой“ и почвой суши как таковой, в частности при рассмотрении биологических процессов здесь и там: „вода—почва“ как природный комплекс может быть аналогизирована с почвой и, наоборот.

С нашей точки зрения дальнейшее сравнительное изучение этих двух природных тел (воды водоемов и почвы) должно дать материал для того, чтобы от аналогии перейти к установлению определенного единства биологических процессов в водоемах и в почве (во всяком случае, бесспорно, в почвенных растворах), к установлению непосредственной связи между этими процессами. Вернадский справедливо считает, что почвенный раствор играет „огромную роль в водном механизме планеты, определяющем существование живого вещества, состав ее рек и через них солевой состав морской воды“. Но почему же надо думать, что этот процесс ограничивается только почвой и почвенным раствором, а не продолжается в водоемах, конечно, в качественно и количественно ином виде? Частично на этой роли почв и почвенного раствора построена так называемая региональная лимнология шведских гидробиологов (школа Наумана). Замечателен тот факт, что средний состав живого вещества ближе всего и непосредственнее следует кларкам почвенного покрова, который в сущности и предопределяет состав организмов (Ферсман). Есть основания предполагать, что при ближайшем изучении мы и для пресных водоемов получим аналогичное соотношение кларков. Иначе, конечно, дело обстоит в морях и океанах: их кларки значительно уклоняются от кларков живого вещества и почвы. Ферсман справедливо указывает, что последнее обстоятельство находится в противоречии с существующими воззрениями (в частности у гидробиологов). Под влиянием работ Самойлова действительно господствует убеждение, что генетически живое вещество ближе всего связано с морской средой, из которого оно произошло.

Итак, с нашей точки зрения более справедливым было бы считать воду природных водоемов не в группе минералов, а в группе природных тел типа почв. Задача теории биологической продуктивности водоемов—выяснить качественную специфичность воды природных водоемов вообще и в разных водоемах в частности (моря, озера, реки и т. д.). Выяснение этой качественной специфичности даст теории биологической продуктивности оружие, с помощью которого удастся установить специфичность биологических процессов в водоемах и единство этих процессов.

Теория биологической продуктивности находится в настоящее время в зародышевом состоянии и зависит пока что от успехов гидробиологии, поскольку еще биогидрология как отдельная дисциплина привлекает внимание немногих исследователей. У нас в СССР большого внимания заслуживают биогидрологические работы Неизвестновой-Жадиной по рекам, которая в основном стоит на наших позициях в отношении определения биогидрологии. Ряд исследователей озер по существу работают в области биогидрологии, не называя свои работы биогидрологическими (Винберг, отчасти Кузнецов, Озеров). В отношении морей биогидрологическое направление лишь намечается. Наиболее четко это направление выражено в работах, посвященных водохранилищам, изучение которых в наибольшей степени связано в настоящий момент с практическими народнохозяйственными проблемами (Долгов, Муравейский, Успенский, Жадин и др.). Недостаточная работа специально по вопросам, связанным с разработкой теории биологической продуктивности водоемов, может объяснить нам тот факт, что в настоящее время мы еще не имеем теории как таковой, теории, которую можно было бы преподать практикам. Это надо сказать со всей откровенностью. Чрезвычайно распространено мнение, что учение о биологической продуктивности водоемов сводится в конечном счете к выработке метода определения биологической продуктивности данного водоема. Действительно, выработка такого метода — дело очень важное и в эту сторону было главным образом направлено внимание гидробиологов. Однако решение вопроса не только в этом методе определения биологической продуктивности данного водоема. Метод — это одна из деталей, очень важных, но не решающих. Дело в том, что теория биологической продуктивности должна разрешать вопросы в аспекте изменения этой биологической продуктивности в желаемую сторону. Она должна решить вопрос, в каком направлении должен действовать человек, чтобы, применяя человеческий труд, он мог бы менять биологическую продуктивность в ту сторону, какая ему в настоящий момент необходима. Как и учение о плодородии почв связано с применением человеческого труда, так и учение о биологической продуктивности водоемов также связано с применением этого труда. Даже частичное решение вопроса в этом направлении, проверка этого решения на практике, должно в большей степени двинуть все учение о биологической продуктивности вперед. Грандиозное в настоящее время строительство водохранилищ не только выдвигает этот вопрос на первое место, но и дает полную возможность практического осуществления тех или иных предложений, как мы говорили уже выше. Надо признаться, что на эти вопросы еще мало обращалось внимания, и исследователи подходят к ним робкими шагами. Основное знимание обращено на использование в том или ином направлении биологической продуктивности данного водоема (рыборазведение, мелиорация мест нерестилищ, использование водоемов как очистителей сточных и других „культурных" вод и т. д.).

Какова же наша задача на сегодня? Наша задача — синтезировать полученный до сих пор гидробиологией фактический материал, а затем сконцентрировать внимание на создании учения о биологической продуктивности водоемов и в первую очередь „выровнять, по выражению Либиха, грунт для нового здания, отвести из грунта воду, набить сваи в болоте, указать самый лучший строительный камень, составить план дома".

Нельзя сказать, чтобы таких попыток не было. Одна из важнейших попыток — это учение о типах озер в том виде, как оно созда-

но его основоположниками Тинеманом и Науманом. Речь идет об *учении* о типах, а не о классификации озер. В основу этого учения положено представление о водоеме как организме высшего порядка. Поэтому к водоемам (озерам) приложима с точки зрения авторов учения система Чулока деления биологии на отдельные дисциплины, разработанная последним для вида[1]. Науман (1926) лимноценологию (учение о типах) поэтому и делит на систематическую лимноценологию, аналитическую, физиологическую, генетическую, экологическую, хорологическую и хронологическую. Если бы мы имели дело с простой рабочей схемой — классификацией, не было бы большого смысла заострять на ней свое внимание, но дело в том, что здесь не простая классификация, а целое учение с определенной методологической основой и если будет подорвана методологическая основа, ясно будет нарушена цельность системы, и значение ее как „учения" сведется к нулю. В настоящее время с первого взгляда это учение представляет довольно стройную систему: выдвинут вопрос о водоеме как целом, создана на этой основе классификация, предполагается, что на основе этой классификации возможно будет разрешить все вопросы, связанные с биологической продуктивностью водоемов. Так ли это? На сегодня уже стало совершенно ясно, что мы имеем дело со случайной искусственной классификацией применительно к озерам средней Европы. Эутрофный и олиготрофный типы оказались всеобъемлющими, и качественная специфичность озера как целого в пределах одного типа совершенно не выявляется. Оказалось, что тропиче кие озера никак не умещаются в схему (работами самого Тинемана), солоноватые также, озера степей и полупустынь представляются в виде какого-то исключения. Понадобилось дополнительное представление о так называемых астатических водоемах (Гайль, Дексбах), т. е. водоемах, которые никак не умещаются в схему „статических" водоемов, или водоемов, можно сказать, „нормальных". Оказалось, что этих астатических водоемов великое множество, во много раз больше, чем водоемов статических. Понятно, что статические водоемы не укладываются ни в схему классификации, ни в учение о типах, так как вся их специфика говорит о том, что они ничего не имеют общего с водоемом — „организмом высшего порядка". С другой стороны, ясно, что раз классификация является неудовлетворительной, то, очевидно, что и теория не является вполне состоятельной. Трудно предположить, чтобы на современном этапе развития наших знаний о водоеме и протекающих в нем биологических процессах учение о типах получило бы какое-нибудь значительное развитие: исследовательская мысль все больше и больше уходит в сторону изучения специфики самих биологических процессов в водоеме, а не в сторону классификации их по какому-нибудь случайному признаку, хотя бы в данный момент и удачному. Это не значит, что мы против классификации водоемов. Классификация нужна, она представляет собой один из этапов изучения явления: мы за классификацию, но против „учения" о типах в том виде, как она предложена Тинеманом—Науманом.

---

[1] Обращаем внимание на взгляды Чулока на сущность классификации. „Классификация ряда объектов,—говорит он, — проблема прикладной логики. Она *не вытекает из характера* объекта, но главным образом из философского мировоззрения исследователя или мыслителя, который приступает к классификации". Это неправильное представление Чулока на сущность классификации послужило основой для классификационной системы Тинемана — Наумана озер и учения о типах: их классификация действительно не вытекает из характера объекта, а лишь из определенных философских идеалистических взглядов (Дриш).

Следующая попытка подложить фундамент под теорию биологической продуктивности была сделана Л. Россолимо (1931). Он совершенно прав, когда утверждает, что „биологическая продуктивность до сих пор трактуется обычно очень примитивно и, как правило, гидробиологами и рыбохозяйственниками понимается, как количественная оценка некоторых групп водного населения, найденных в водоеме в известный момент". Такое понимание биологической продуктивности вполне правильно он трактует как „необычайно узкое, искусственное и представляющее собой чистейший эмпиризм". „Единственно правильная постановка вопроса о биологической продуктивности — это рассмотрение его в аспекте всей динамики органического вещества в водоеме. Только этим путем возможен переход от статики к динамике, ибо по существу понятие продуктивности есть понятие динамическое. Только этим путем будут выдвинуты вопросы темпа процессов построения и распада живого вещества". Против этих положений нельзя возражать: они в основном правильно ставят вопрос. Как же он его разрешает? Л. Росслимо выдвигает положение, что баланс органического вещества и энергии в водоеме определяет собой биологическую его продуктивность и, следовательно, понятие баланс „целиком включает в себя и перекрывает понятие биологической продуктивности". Другими словами, „баланс органического вещества включает в себя то, что необходимо для научного обоснования явлений биологической продуктивности водоема". В. Броцкая и Л. Зенкевич (1936) полагают, что суть предложения Л. Россолимо заключается лишь в изменении терминологии (вместо „биологическая продуктивность" — „баланс органического вещества"). Мы с этим утверждением не согласны; вопрос значительно глубже и не может быть сведен только к изменению якобы одной терминологии. Действительно ли баланс органического вещества включает в себя все то, что необходимо для научного обоснования явлений биологической продуктивности? Конечно нет, даже если баланс рассматривать не только как „сопоставление" противоположных процессов или явлений, как определяет понятие баланса Л. Россолимо („сопоставление" эквивалентно понятию „сравнение"), но и в развернутом широком (слишком широком) понимании Л. Россолимо („баланс не является только итоговым выражением, но включает в себя развернутое представление о всех фазах и этапах динамики того или иного элемента и о всех процессах и явлениях, связанных с этим"). Надо, однако, подчеркнуть что эти два определения баланса далеко не равнозначны и понятие „развернутого представления" может навести на мысль, что и физиологические процессы в организме также могут изучаться как „баланс" вещества и энергии и что к пониманию баланса могут быть сведены объяснения каждого явления и процесса. Все-таки, в конечном счете, баланс является итоговым выражением определенных процессов и в этом весь смысл рассуждений Л. Россолимо о накоплении вещества и энергии в озерах, а накопление представляет собой итоговый результат. С другой стороны, баланс (в любой редакции) говорит о направлении процессов только с количественной стороны (накопление или потеря) и ничего не может сказать о качественной стороне этого направления, а это в первую очередь необходимо знать при „научном обосновании явлений биологической продуктивности". Количественная сторона постановки всей проблемы баланса выпирает со всей ясностью наружу, несмотря на подчеркивание Л. Россолимо недопустимости отрыва понимания баланса „от качественной специфичности процессов накопления и

превращения энергии". Эти подчеркивания в конечном счете остаются только фразой. Законно поставить такой вопрос: можно ли изучать баланс вещества и энергии в водоеме, только изучая „биологические явления и жизнедеятельность всей совокупности живых организмов, населяющих водоемы, и каждую биологическую группировку рассматривать в своем качественном и количественном участии в балансе органического вещества и связанной с ним энергии", без итогового выражения этих процессов? По смыслу всех рассуждений Л. Россолимо этого сделать нельзя. Суть баланса как раз в итоговых выражениях и изучение баланса вещества и энергии является одной из важных стадий изучения процессов, протекающих в водоеме и выясняющих в первую очередь зависимость процессов, протекающих в данном водоеме от процессов, протекающих в окружающей его (водоем) среде. В зависимости от этого отношения мы будем иметь или накопление вещества и энергии или потерю. Знать это очень важно и заниматься этим вопросом — занятие в высшей степени полезное; но этот баланс не будет предопределять биологическую продуктивность водоема, т. е. его способность (свойство) воспроизводить органическое вещество в виде живых организмов. Предопределять эту способность будет положение данного водоема в системе стока (связанное с климатическими факторами). Поэтому баланс не будет включать в себя и перекрывать понятие биологической продуктивности водоемов.

Полагать, что только изучение адаптивных свойств водных организмов является базой для создания теории биологической продуктивности водоемов, совершенно недостаточно. На данных гидробиологии теорию биологической продуктивности создать нельзя: это показал весь большой опыт последних лет развития гидробиологии как отдельной дисциплины.

Только биогидрологи и гидробиологи вместе, работая в одном направлении с двух сторон, создадут теорию биологической продуктивности.

Тем самым определяются и основные проблемы, стоящие на сегодня на пути создания теории биологической продуктивности. Таких основных проблем по нашему мнению на сегодня две, без разрешения которых в основных чертах невозможно плодотворное движение вперед: одна проблема биогидрологическая и другая гидробиологическая. Биогидрологической проблемой, наименее разрешенной, но являющейся наиболее важной, определяющей весь „биологический режим" водоема, является динамика биогенных элементов в водоеме (динамика биогенных веществ). Раз процесс стока определяет и круговорот веществ в данном водоеме, то непосредственным отражением этого процесса, определяющим само свойство водоема воспроизводить органическое вещество в виде живых организмов, является динамика биогенных элементов (веществ) в этом водоеме. Вот почему нам кажется, что на сегодня проблемы, связанные с динамикой биогенных элементов (веществ), являются основными в биогидрологическом аспекте.

Гидробиологической проблемой является старая, сложнейшая проблема адаптации водного организма. Конечным результатом проявления биологической продуктивности водоема является организм как таковой. Он и является по точному смыслу понятия биологической продуктивности конечным продуктом.

На этих проблемах мы позволим себе ниже остановиться в связи с некоторыми методологическими установками В. Броцкой, Л. Зенкевича и Г. Карзинкина в вопросе биологической продуктивности водоемов.

Мюнстер Стрем (1932) ввел понятие потенциальной и фактической продуктивности. С нашей точки зрения ход рассуждений Стрема достаточно логичен, и напрасно В. Броцкая и Л. Зенкевич подвергают его взгляды жестокой и, полагаем, незаслуженной критике. Нам кажется, что теоретически Стрем совершенно прав, исходя из условий „идеального", как он называет, водоема, т. е. водоема абстрактного, отвлекаясь тем самым от ряда факторов, затемняющих картину основного процесса — процесса синтеза органического вещества из неорганического в водоеме. Конечно, и его понимание потенциальной продуктивности является абстрактным. Потенциальная продуктивность по Стрему есть свойство каждого водоема и соответствует какому-то максимальному возможному количеству биогенного элемента (или его солей), находящегося в минимуме в данном водоеме. Следовательно, отношение потенциальной продуктивности к фактической дает своеобразный „коэфициент полезного действия", меру интенсивности биологических процессов, выраженных фактической продуктивностью. Это отношение будет выражать в водоеме в целом напряжение биологических процессов, определяющих биологическую продуктивность. Можно вполне согласиться с В. Броцкой и Л. Зенкевичем с их пониманием напряжения биологических процессов, протекающих в водоеме, и с самым удачным термином „напряжение". Но чем же выражается это напряжение количественно? Оно может быть выражено и измерено этим отношением потенциальной продуктивности к фактической (трудность заключается в количественном выражении продуктивности и в выборе единицы продуктивности). Это отношение при максимально возможном напряжении будет равно единице или стремиться к единице, во всех остальных случаях будет меньше единицы, а само напряжение всегда будет лимитироваться этим отношением. „Если в водоеме лимитирующие соли, — говорят В. Броцкая и Л. Зенкевич, — нацело перешли в живое органическое вещество (т. е. „напряжение" в нашем понимании равно единице. С. М.), то „потенциальная продуктивность Стрема будет выражаться разовой биомассой на данный момент и не будет отражать напряжения циклических процессов и характера отдельных их фаз". Действительно, „напряжение" в нашем понимании (количественного выражения) не даст нам характеристики отдельных фаз цикличности отдельных процессов, но количественный показатель напряжения для всего водоема в целом все же будет дан. В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич вполне правы, когда говорят, что „для биолога основной интерес представляет, как и в какой форме развертываются процессы продуцирования, т. е. что представляет собой основная масса органического вещества во всех его фазах, каковы качественные и количественные показатели динамики этой массы в посезонной смене и т. д." Действительно, качественная сторона биологических процессов очень часто может оказаться решающей в определении фактической биологической продуктивности водоема, но она является в свою очередь следствием потенциальной продуктивности водоемов в целом, следствием напряжения биологических процессов в нем и выражает уже направленность процессов. В конечном счете эта направленность биологических процессов решает вопрос о хозяйственном использовании водоема, но сама направленность основным своим источником имеет потенциальную продуктивность. Эта потенциальная продуктивность, как правильно указывает Стрем, в первую очередь является результатом жизнедеятельности растительных организмов (создание органического вещества из неорганического в самом водоеме). Вторым источником

является аллохтонный органический материал, который в виде готового органического вещества поступает в водоем и игнорировать который нельзя ни в коей степени. Других источников органического вещества в водоеме нет. Приток питательных солей в водоем со стороны может усилить только первый процесс создания органического вещества из неорганического. Вот почему столь необходимо выдвинуть вопрос изучения динамики биогенных элементов (веществ) в водоеме как основной на пути создания теории биологической продуктивности, разрешение которого единственно может дать нам материал для определения потенциальной продуктивности (затем фактической и, наконец, величины „напряжения“ биологических процессов в водоеме). В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич считают попытку Стрема обосновать понятия потенциальной и фактической продуктивности „бесплодной и теоретически, и практически“. Для них потенциальная продуктивность имеет смысл только в практическом — хозяйственном отношении. „Мы придаем ему, — говорят они, — чисто практическое, хозяйственное значение — возможность повышения продуктивных свойств водоема в результате мелиоративных мероприятий, допускаемых совокупностью наличных факторов“. Здесь уже налицо деление биологической продуктивности на две „продуктивности“: на продуктивность в хозяйственно-промысловом отношении и собственно „биологическом“. Ясно, что такое деление недопустимо в первую очередь с точки зрения теоретической: не может быть такой теории, которая не вела бы к практике. Если мы действительно найдем точный метод определения „хозяйственной“ продуктивности водоема, то, несомненно, эта продуктивность будет и „собственно биологической“. Эта неправильная позиция В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича, направленная к разделению каких-то двух „продуктивностей“, выражается и в их отношении к понятию чистой продукции водоема Стрема. Последнюю они принимают снова условно лишь для „определения промысловой урожайности водоема, но не биологической“. Позиция В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича к „хозяйственной“ и „биологической“ „продуктивностям“ остается неясной. Отрицая возможность определения „биологической“ продуктивности, исходя из основных процессов создания органического вещества в водоеме (из неорганического в результате жизнедеятельности растений), они последовательно приходят к выводу о возможности существования двух „продуктивностей“, к выводу о н е с о в п а д е н и и биологической продуктивности как таковой с биологической продуктивностью в хозяйственно-промысловом отношении. Ясно отсюда и скептическое отношение В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича вообще к попыткам определения биологической продуктивности на основе динамики биогенных элементов (веществ). Попытки Аткинса, Крепса, Бруевича они рассматривают лишь как „данные, представляющие интерес сами по себе и особенно в сравнении для разных водоемов и без пересчета на соответствующую им количественно биомассу органического вещества“. Следовательно, по В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичу изучение динамики биогенных элементов (веществ) может дать только данные, „представляющие интерес сами по себе“, но не о с н о в у для решения вопроса о биологической продуктивности водоема. Наша точка зрения полностью расходится с этой точкой зрения. Мы считаем, что динамика биогенных элементов (веществ) в водоеме, в первую очередь элементов (веществ), связанных с жизнедеятельностью растений, должна лечь в о с н о в у наших знаний о биологической продуктивности водоемов, в основу теории биологической продуктивности водоемов. Действительно, если мы

себе представляем, что в водоеме биологические процессы идут в общем в том же направлении, что и в почве, то ясно, что первичный синтез органического вещества из неорганического является основой наших представлений о „плодородии" водоема, т. е. о его биологической продуктивности, образование же „гумуса" в толще воды, на дне, диагенез донных отложений, фауна водоема во всех его проявлениях, циклические процессы и отдельные их фазы являются производными динамики биогенных элементов (веществ)

Второй основной проблемой, стоящей на пути создания теории биологической продуктивности водоемов, как сказано было выше, является проблема адаптации водных организмов. Проблема адаптации находится на другом полюсе учения о биологической продуктивности по отношению к проблеме динамики биогенных элементов (веществ). Эта проблема экологическая в широком смысле слова. Если проблема динамики биогенных элементов (веществ) должна решить в первую очередь вопрос о создании органического вещества как такового из неорганического, то проблема адаптации водных организмов должна решить вопрос о цепи между этим органическим веществом и конечным продуктом, о возможности получения данного продукта (например, рыбы определенного вида и промыслового качества) при данных условиях синтеза и распада органического вещества. В последнее время в понятие продукт внесено много неясностей. Мы под продуктом разумеем те организмы или их производные (либо организмы, либо их производные), наличие которого в водоеме имеет хозяйственное значение для человека. Все же другие организмы или их производные могут являться или промежуточными фазами в процессе от органического вещества, синтезируемого из неорганического, и данным объектом или обусловливающими режим водоема, при котором данный продукт получается. Часть организмов и их производные являются своего рода „нейтральными", не имеющими прямого отношения ни к созданию конечного продукта, ни к созданию режима водоема, определяющего процесс получения конечного продукта. Одна из задач хозяйственного использования водоема заключается во включении этой „нейтральной" части организмов в процесс создания конечного продукта определенного качества и соответственное изменение режима водоема как в целом (гидрологического), так и в его биологической части (биогидрологического). Мы полностью согласны с Г. С. Карзинкиным, что „принципиально в качестве продукта водоема мы можем рассматривать любой организм, любое производное организмов, но в теории биологической продуктивности в качестве продукта в первую очередь должны выдвигаться хозяйственно значимые объекты и по отношению их мы должны расценивать продуктивность водоемов". Понятие „продукт" требует ограничения. Это понятие должно относиться только к последним хозяйственно значимым объектам. В этом отношении у нас с Г. С. Карзинкиным разногласий нет. Однако в другом месте своей работы он слишком расширительно толкует понятие продукта, считая, что „каждая последующая фаза процесса (биологического процесса в водоеме. С. М.) есть продукт предыдущих фаз" и что „продукт становится продуктом лишь по отношению предыдущих фаз своего развития". Мы полагаем, что такое расширительное толкование не внесет четкости в понимание продукта. Было бы весьма желательным установить единое понимание продукта на основе хозяйственно значимых объектов по аналогии с сельским хозяйством (определенные культуры растений) и животноводства (определенные виды, расы, и т. п. животных).

Нечего доказывать, что в случае, если мы имеем продукты — организмы (а не производные), проблема их адаптации является основной для понимания их связи с процессами, протекающими в водоеме („конечный“ продукт). Здесь в первую очередь выдвигается вопрос о знании самого организма (совершенно прав Г. С. Карзинкин, когда говорит, что „путь для выяснения продуктивности водоемов в случаях биопродукта лежит в знании самого организма, продуцируемого водоемом“) и его физиологии, в частности, как основы его поведения (питание, рост, размножение, нервная деятельность и т. д.). Отсюда неотделимы при изучении адаптации организма — продукта и пищевые цепи, количественная и качественная их характеристика. Нельзя не отметить, что физиологии промысловых животных (рыб, в частности) в настоящее время уделяется явно недостаточное внимание, в частности, научными учреждениями, призванными заниматься этим изучением (например, ВНИРО). На этом участке надо работу углубить, так как без соответствующего знания физиологии организма — объекта мы никогда не сумеем связать двух полюсов учения о биологической продуктивности водоемов — динамики биогенных элементов (веществ), с одной стороны, и проблемы воспроизводства в водоеме организма — продукта — с другой.

Сугубое народнохозяйственное значение теории биологической продуктивности достаточно подчеркивалось выше на всем протяжении статьи. В заключение хочется только указать, что недооценка теории биологической продуктивности как таковой может на известном этапе поставить в тяжелое положение отрасли народного хозяйства, которые должны в конечном счете исходить в своей практике из этой теории, в частности рыбное хозяйство: без теории биологической продуктивности нельзя рационально разрешить вопросы изменения биологических процессов в водоемах и направления их в нужную для задач их хозяйственного использования сторону. Побольше внимания делу создания такой теории, делу подведения теоретического базиса под практику отраслей народного хозяйства, использующих свойство водоема в целом воспроизводить органическое вещество в виде живых организмов. Теория отстает от практики и этому отставанию надо положить конец.

ЛИТЕРАТУРА

1. Берг, Ландшафтно-географические зоны СССР, 1931.—2. Birge and Juday Wiscon. Geol. Nat Hist. Surv., 1911, 1914. Trans. Wis. Acad. Csi.. 1915, 1916, 1922 1928—1935 etc.—3. Броцкая и Зенкевич, Зоол. журн., 1936.—4. Ферсман, Геохимия, 2, 1934,—5. Gail, Bull. Acad. Polonaise des Sc., 1924.—6. Гендерсон, Среда жизни, 1924.—7. Гладцын, Вопросы страноведения, 1925.—8. Глушков, Гидрол. вестн., 1, 1915. Изв. Гидрол. инст., 33, 1931. 1933.—9. Decksbach, Arch. f. Hydrobiol., 20, 1929.—10. Карзинкин, Зоол. журн., 1936.—11. Kreps and Verjbinskaja, Journ. de Conseil. 5, 1930.—12. Ленин, Философские тетради — 13. Маркс и Энгельс, Сочинения, 24.—14. Маркс, Капитал.— Муралов, Почвоведение и агрохимия, 1936.—15. Naumann, Verh. d. Int. Vereinig. f. Limnologie. 3, 1926.—16. Пирожников. Исследование водоемов Сибири. 1932.—17. Рессель, Почвенные условия и рост растений, 1931.—18. Россолимо, Труды лимнологической станции в Косине, 17, 1934.—19. Садиков, Успехи биол. химии, 11, 1935.—20. Schreiber, Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgol., 16, 10, 1927.—21. Зернов, БСЭ, 16, 1924. Общая гидроби логия, 1934.—22. Strom K. M., Skrift. utgift av det Norske Videnskaps, Akad. i Oslo, 1932.—23. Thienemann, Arch. f. Hydrobiol., 11, 1917. Das Leben des Binnengewässer, Abderh. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., 1925; Arch. f. Hydrobiol., 32, 1931.—24. Tschulok, Das System der Biologie, 1910.—25. Waksmann, Marine humus Soil, Science, 36, 1933.—26. Waksman, Carey, Reuszer, Biol. Bull., 65, 1933.—27, Ваксман, Новое в почвоведении, 3, 1936.—28. Великанов, Гидрология суши, 1932.—29. Верещагин, Русск. гидробиол. журн., 2, 1923. Исследование озер СССР, I, 1932. Журнал геофизики, 5, 1935.—30. Вернадский, История минералов, 2, 1933.—31. Вильямс, Общее земледелие, 1920.

THE WAYS OF BUILDING UP THE THEORY OF THE PRODUCTIVITY OF LAKES AND SEAWATERS

by *S. Mouraveisky*

Summary

The present paper is published for the sake of discussion and represents an eloborated form of the report primary made at a sitting of scientific workers seminary at the Scientific-Research Institute of the Moscow State University in March, 1938. The above report (together with that of L. Zenkevitch) has served as a base for a discussion on the problem of the biological productivity of lakes, carried out on the pages of the „Zoological Journal" (see also the articles by V. Brotzky and L. Zenkevitch in No. 1, by S. Karzinkim in Nö. 2 and by G. Winberg in the present issue of vol. 15 of the Zoological Journal, 1936).

The problem of the biological productivity of lakes, subjected to discussion, appears to be very complicated. The principal reason of its complexity lies in the fact that till this day we possess but unsufficient practical material and few precise ways to solve this problem, which makes us state an obvious lagging of theory behind practice. At the present time we lack a well shaped theory of productivity, trying just to put landmarks for our scientific thought to be guided by in creating a theory. There must exist only one theory for all types of waters (for the ocean, sea, lake etc.). The biological productivity of waters is the property of waters to reproduce on a whole an organic substance in the form of organisms, the said property being analogous with the fertility of the soil. The principles of agriculture, as applied to waters may have a meaning only when man's labour is used. The biological productivity of waters, as well as the fertility of the soil, constitutes an objective property of a reservoir (conformably to the soil). That property, relative in many bearings is to be determined not only by natural factors, but also by modern social relations and by the given lavel of our knowledge as to the factors of fertility and methods of its alteration.

In a capitalistic society, the state of affairs with respect to the amelioration of reservoirs remained, as a rule, limited, without developing beyond small pond fisheries. A socialistic society proves to be the only one where it is feasible to set and solve the problem concerning the alteration of biological productivity in large lakes and even in seas in a direction necessary to the purposes of People's economy. The problem is real, being already carried into practice in the USSR by a number of measures. The theory of biological productivity has to solve the following problems of People's economy: (1) the utilization of the population as such, in reservoirs; (2) the utilization of definite biclogical processes occuring in reservoirs. Every limiting interpretation of the application of the above mentioned theory, in particular, exclusively to the fisheries, would present but a special case of its application.

The problem of productivity is the problem of the waers as a whole. The theory has to direct its principal attention to the organism, connected by means of biocenetic relations with other organisms. In this sense the ecological problem cannot be separated from that of the reservoir as a whole. It is submitted to the latter and forms its component. The problem of the lake as a whole was set by the American school of

Birge and Juday and by the Swedo-German one of Thienemann — Naumann. The methodological ways of the latter school, proceeding from a conception of the reservoir (lake) as of an organism of a higher order, a microcosmos, are found to be entirely inadmissible for they are based on speculative theories of Drisch's idealistic philosophy.

Hydrobiology is a science studying the causal connection and interrelations between aquatic organisms and their environment, on the strength of which it cannot study the reservoir as a whole. The latter task belongs to those of another science — hydrology and its branch biohydrology. According to the writer's notion, hydrology is a sience investrgating the proccesses of outflow on the globe. The outflow as the writer understands it, is a complex process, determining the interrelations between the ocean and the in land waters, a process of interchange between the water masses of the ocean and land. It is also a historical process in which geological, geographical, physical, chemical and biologicat factors serve to determine both the interchange itself and its character, conditioning at the same time the cycle of substances in the whole process of outflow and in each reservoir in particular. In the historical aspect there are no isolated lake, for each of them may be regarded just as a separate link of the whole process of outflow. The «whole» of a lake is determined by the rôle and position the given lake occupies in the process of outflow. The rôle pertaining to biological and chemical processes is in this case tremendous. As early as 1933 the writer suggested the name of biohydrology as a suitable one for the branch of hydrology concerned with the processes of outflow from biological positions. A complete empiricism is as yet prevailing in the methods of determining the biological productivity. Attempts of applying the theory of Liebich and Mitcherlich are of great interest.

In the theory of biological productivity a place of considerable im· of port to be occupied by the problem of qualitative specificity the ance is water. The writer disagrees with Vernadsky's affirmation that natural water is a «mineral», being able to become animated, in organisms — L'eau animée R. Dubois. The writer believes there are more reasons to cousider the water of natural habitats as a particular kind of soil.

The Thienemann — Naumann's doctrine about the types of lakes proceeds from an erroneous notion to regard a lake as an organism of a higher order. The writer thinks this doctrine to be devoid of any real weight and considers the types of lakes only as a classification scheme, but not as a „doctrine".

The theory of the balance of an organic substance and energy, determining by itself the biological productivity was suggested by Rossolimo. According to the writer, the above theory is concerned solely with the quantitative side of processes in a reservoir, leaving without investigation their qualitative side.

The writer is of the opinion that two fundamental problems are to be met with when creating the theory of biological productivity and without the solution of their principal features a successful development of the theory is out of the question. One of these problems is a biohydrological one, the other a hydrobiological. The former is the problem of the dynamies of biogenic substances, in a lake the latter is that of the adaptation of aquatic organisms.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 4

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ОЗЕР[1]

Г. Винберг

Вопросы продуктивности стоят в настоящее время в центре внимания исследователей водоемов. Все же, несмотря на большое количество труда и средств, затрачиваемых на их изучение, современные теоретические представления о процессах продуктивности настолько несовершенны, что не могут играть руководящей роли при хозяйственном использовании водоемов. Отсутствие разработанной теории, которая бы осмысливала полученный материал и направляла дальнейшее изучение, тормозит плодотворное исследование продуктивности. Такое положение нетерпимо особенно у нас в СССР, где осуществлены все основные условия, обеспечивающие развитие производительных сил. Поэтому в СССР с особой остротой встает необходимость создания действенной теории продуктивности и ликвидации того разрыва, который в настоящее время существует между практическим использованием водоемов и теоретическим изучением их.

Сознавая всю сложность проблемы, мы, конечно ни в какой мере не ставим себе задачу в настоящей статье охватить проблему в целом, и не будем пытаться построить сколько-нибудь законченную теорию продуктивности, для чего мы в настоящее время еще не располагаем достаточно четкими представлениями о многих основных протекающих в водоеме процессах. Тем не менее, для того чтобы изучение этих явлений было плодотворным, необходимо на основании еще неизбежно несовершенных общих представлений определить то направление, которому надлежит уделить особое внимание при дальнейшем исследовании. Господствующие в настоящее время неопределенность и разнобой в мнениях по этому вопросу могут быть преодолены только широким обсуждением. Поэтому мы и решились принять участие в открытой „Зоологическим журналом" дискуссии и высказать некоторые соображения, касающиеся отдельных сторон этого крайне запутанного вопроса.

Значительную неопределенность в понятие продуктивности вносит то, что оно фактически употребляется как по отношению к водоему в целом для характеристики большего или меньшего развития жизни в нем безотносительно к какому-либо определенному продукту, так и в более узком смысле, по отношению к продукции определенных организмов. Кроме того, это же понятие применяется как к неэксплоатируемым („диким") водоемам, так и для характеристики производительности водоемов, эксплоатируемых человеком. В действительности,

[1]) Статья печатается в порядке обсуждения.

как мы постараемся показать ниже, эти два случая принципиально различны и требуют соответствующей диференцировки понятий и методов изучения.

Из признания за водоемом свойств целого следует, что продуцирование определенных объектов, охватываемое вторым более узким пониманием термина, должно рассматриваться как звено в общей совокупности протекающих в водоеме процессов и не может быть понято до конца без рассмотрения всего вопроса в целом. Поэтому мы начнем с анализа содержания понятия продуктивность в первом более широком понимании.

Прежде всего необходимо подчеркнуть, что все наши соображения касаются исключительно пресноводных озер. При этом мы ограничиваем себя рассмотрением соотношений в бессточных озерах (озера без поверхностного стока), особенности которых, по нашему мнению, более доступны для анализа и которые вместе с тем обладают вполне развитыми специфическими чертами, характеризующими водоем как целое.

Эмпирически установлено, что огромное большинство озер характеризуется определенными химическими свойствами воды, качественным и количественным составом населения и закономерным ходом изменения этих величин в течение годового цикла. Если отвлечься от различий между отдельными годами, которые в норме не выходят за пределы вызванной случайными причинами изменчивости, то придется признать, что характеризующие каждое озеро признаки могут сохраняться с очень большим постоянством на протяжении длительного (иногда даже в геологическом смысле) периода. Этот общеизвестный факт представляется нам одним из наиболее ярких выражений целостности озера, так как подобная стабильность свойств его невозможна без определенной и весьма тесной связи различнейших процессов друг с другом. Стабильность свойств озер не только не исключает закономерную эволюцию, а следовательно, и изменение их, но, наоборот, именно в результате тех процессов, которые обусловливают ее, как побочный, но неизбежный результат их (например, илообразование), с необходимостью накапливаются новые свойства, которые и приводят к закономерному изменению водоема, обнаруживая относительный характер стабильности. В результате некоторый комплекс процессов, характеризующий определенную стадию развития водоема, преодолевается новыми закономерностями и водоем переходит в следующую фазу своего развития.

Нам кажется, что значение относительной стабильности свойств озер до сих пор не было в должной степени оценено, и относительная неизменность их рассматривалась по большей части не как результат определенного комплекса согласованных и характерных для данного водоема процессов, а просто как выражение медленного темпа изменений, не позволяющего за относительно короткий период наблюдений заметить их. Мы допускаем, что самый факт стабильности основных свойств водоема достаточно хорошо эмпирически установлен. Отсюда следует, что все поступающие в водоем вещества выходят из процессов метаболизма в водоеме либо путем удаления из него, либо путем отложения в форме инертных соединений. В обоих случаях активным началом, обусловливающим количество и характер удаляемых из кругооборота веществ, является жизнедеятельность организмов. Отсюда очевидно, что население стабильных водоемов должно быть так отобрано, чтобы в результате его жизнедеятельности количество и качественный состав удаляемых из водоема веществ соответствовал бы количеству и качественному составу веществ, посту-

пающих в водоем. Подобное соотношение, которое на первый взгляд представляется удивительным и неправдоподобным совпадением, в действительности является неизбежным результатом предшествующей истории водоема. Очевидно, что пока подобное соотношение не достигнуто, признаки водоема, в частности, химический состав воды и все обусловливаемые им явления, будут изменяться, например, будет увеличиваться концентрация солей, а тем самым и условия для жизни, а следовательно, и состав и количественное развитие флоры и фауны. Этот процесс неизбежно будет продолжаться до тех пор, пока не установится описанное выше соответствие.

Из этих соображений следует, что особенности стабилизирующих процессов в водоеме сложились по отношению к тем воздействиям, которые на протяжении развития водоема были постоянным элементом влияния среды. Поэтому и нельзя ждать проявления этих свойств в полной мере по отношению к новым воздействиям, которые, следовательно, должны оказывать на водоем более непосредственное влияние. (Напомним еще раз, что мы здесь рассматриваем не конкретные отношения в природе, а некоторые общие закономерности, проявляющиеся в частных случаях, с различными ограничениями и разной степенью полноты.)

Таким образом, количество и характер поступающих в водоем соединений не непосредственно определяют сво́йства воды водоема, а только лишь как некоторые элементы сложного процесса, приводящего к установлению очерченного выше соответствия населения и среды. Нетрудно видеть, что на наступление этого соответствия будет оказывать влияние целый ряд отдельных моментов, как, например, такие признаки водоема, зависящие от конфигурации его ложа, как отношение объемов эпи- и гиполимнионов, средняя глубина, развитие береговой линии и пр. Легко представить себе, что кажущееся на первый взгляд незначительным различие одного из элементов может оказать сильное влияние на конечное состояние. Это и объясняет многократно отмечавшийся факт наличия в одной и той же местности при том же ландшафте резко различных типов водоемов или водоемов на разной стадии развития — факт, ставивший в тупик слишком прямолинейных защитников так называемой «региональной лимнологии», упрощенно толкующих зависимость химического состава воды естественных водоемов от поступлений извне.

Приведенные соображения дают нам право для первоначального анализа явлений продуцирования, имеющих циклический характер и ежегодно возобновляющихся, абстрагироваться от эволюционных изменений водоема и принять, что свойства их остаются относительно неизменными. Таким образом, важно помнить, что все сказанное в дальнейшем относится к водоемам со стабильными свойствами.

Во избежание терминологических недоразумений прежде всего кратко очертим, в каком смысле мы употребляем главнейшие понятия, отражающие отдельные стороны процесса продуцирования.

1. Первичная продукция (Urproduktion — немецких авторов) — количество синтезированных из минеральных соединений органических веществ за определенный промежуток времени.

2. Биомасса (продуктивность по М. Стрему) — количество „живого вещества„ в определенный момент, выражаемое в числе организмов, весе их, калорийности или других показателях.

3. Продукция — прирост биомассы отдельных форм за некоторый промежуток времени, учитывая не только естественный прирост в числе и размерах наличных в конце рассматриваемого периода особей, но и ту биомассу, которая на протяжении рассматриваемого

периода была удалена из водоема или изучаемой части его, в результате отмирания, миграции, поедания другими организмами и т. д.

В дальнейшем везде, где это специально не оговорено, мы, говоря о величинах, характеризующих зависящие от времени процессы, относим их к естественной для водоема единице времени — годовому циклу, следовательно, подразумеваем: среднюю годовую продукцию, среднее количество ила, откладываемого за год, среднее количество поступающих в водоем за год аллохтонных веществ и т. д.

* *
*

Простейшей схемой озера будет замкнутый водоем без притока извне (за исключением обмена газами), с вполне обратимым метаболизмом, в котором количество органического вещества, подвергаемого полной минерализации в течение годового цикла, равно количеству вновь синтезируемого из неорганических веществ. В подобном водоеме невозможно накопление органических донных отложений. Удаление из него органических веществ каким-либо путем, например, путем вылова рыбы человеком, возможно только за счет уменьшения общего количества содержащихся в нем органических веществ, что в конечном счете приведет к истощению его и нарушению стабильности. Не приходится указывать, что в природе подобные водоемы не могут существовать и не только потому, что изолированный от окружающей среды водоем невозможен, но и потому, что в природе нет вполне обратимых циклов.

Следующим приближением к реальным соотношениям будет водоем, в который поступают исключительно минеральные вещества. Все наличное в подобном водоеме органическое вещество в нем же синтезировано. В таких водоемах не может быть полной обратимости метаболизма, так как в этом случае из года в год происходило бы накопление органогенных элементов в усвояемых формах и из года в год увеличивался бы размах продуцирования организмов. Это выключение, как уже упоминалось, может итти двумя путями — либо путем удаления из водоема, либо путем отложения органических соединений.

При современном состоянии теоретических представлений совершенно невозможно полностью раскрыть те закономерные соотношения, в которых, несомненно, находятся отдельные стороны процесса продуцирования. Все же возможно установить некоторые, весьма общие зависимости. Так, например, очевидно, что максимальная величина „первичной продукции“ определяется не только количеством поступающих в водоем извне органогенных элементов, но также и количеством ежегодно регенерирующих органогенных элементов в результате минерализации донных отложений и процессов обмена организмов. Первая величина не зависит от особенностей водоема, вторая же в сильнейшей степени зависит от целого ряда самых различных признаков его, так, очевидно, что условия, благоприятствующие разложению иловых отложений, как, например, малая средняя глубина, будут способствовать увеличению регенерации лабильных форм органогенных элементов. Таким образом, отношение количества поступающих в водоем органогенных элементов к количеству регенерируемых за тот же период (годовой цикл) непосредственно характеризует степень обратимости протекающих в водоеме процессов.

В общей форме ясно, что общая величина „первичной продукции“ находится в прямой зависимости от количества органогенных элементов в усвояемой форме, хотя конкретный характер этой зависимости в настоящее время еше совершенно не выяснен.

По отношению к продуцированию гетеротрофных организмов (вторичная продукция) величина первичной продукции является наиболее общим лимитирующим условием. Однако в некоторых случаях первичная продукция используется в незначительной степени, следовательно, в этих случаях продуцирование гетеротрофных организмов лимитируется другими факторами. Весьма часто определенные особенности водоема, например, недостаток кислорода в придонных слоях, непосредственно определяют объем процесса разрушения органических веществ, т. е. использование первичной продукции. Очевидно, что здесь мы встречаемся с двумя принципиально отличными случаями. В первом случае ограничивающим моментом являются условия построения, во втором — условия разрушения органических веществ. В общей форме ясно, что примеров первого случая следует искать среди малопродуктивных водоемов. Высокопродуктивные водоемы могут, повидимому, принадлежать как к тому, так и к другому типу. Чем бы ни ограничивалось в каждом данном случае продуцирование отдельных групп организмов, все же между величиной „первичной продукции“ и населением водоема в целом в каждом водоеме должны существовать определенные количественные взаимоотношения, определяемые особенностями его. Количественному изучению эти соотношения не подвергались, хотя в литературе и высказывались общие соображения по этому вопросу. Так, например, принято считать, что в олиготрофных озерах первичная продукция значительно полнее используется, чем в эвтрофных и т. д.

Количественное изучение этого вопроса тормозится не столько отсутствием соответствующих методов, как неразработанностью теоретических представлений. Действительно, понятие продукция неприменимо по отношению ко всей совокупности организмов водоема. Понятие продукции в очерченном выше смысле применимо только к отдельным формам и выражает происходящий за определенный промежуток времени прирост биомассы данного вида. Сложение продуктивности всех населяющих водоем видов, каждый из которых прямо или косвенно служит пищей для других, привело бы к получению чисто условной величины, так как таким путем одно и то же количество органического вещества было бы засчитано несколько раз.

Так же недостаточны для характеристики суммарной эффективности использования первичной продукции такие понятия, как биомасса и интенсивность илообразования.

Вместе с тем вполне возможна такая постановка вопроса, которая допускает количественное исследование его. С энергетической стороны эндотермический процесс первичной продукции (фотосинтез) противоположен совокупности процессов использования ее, при которых происходит потребление накопленной при первичном синтезе органических веществ энергии. В конечном итоге использование организмами первичной продукции приводит к полному окислению части ее и отложению в неусвояемой форме неокисленной части. Эти обстоятельства позволяют считать мерилом использования первичной продукции суммарную величину потребления энергии населением водоема (включая, конечно, и бактериальное население). Сопоставляя эту величину, характеризующую совокупность процессов, которые мы для краткости назовем процессами *деструкции*[1], с величинами, выражающими

[1] Следует помнить, что любое увеличение биомассы гетеротрофного организма, которое по отношению к данному виду является процессом продуцирования, может итти только за счет уже готовых органических соединений, а поэтому по отношению к общей совокупности органических веществ водоема будет процессом деструкции.

первичную продукцию, мы получаем возможность количественно характеризовать степень использования первичной продукции. Проведение подобных сопоставлений на практике облегчается тем, что как величина первичной продукции, так и величина деструкции, а также и величина биомассы могут быть выражены в калориях. Кроме того, практически весьма удобно, что при окислении самых разнородных органических веществ оксикалорийный коэфициент колеблется в очень узких пределах (3,2—3,5 кал.), так что при потреблении 1 г кислорода, независимо от характера окисляющего вещества, выделяется достаточно строго определенное количество энергии.

Эти обстоятельства позволяют считать вполне реальным количественное определение суммарной величины первичной продукции по количеству выделенного кислорода и суммарной величины деструкции по количеству поглощенного. По отношению к водной массе единичные попытки, основанные на этом принципе, делались рядом авторов и в последние годы были подробно развиты нами (Винберг), (2, 3, 4, 5).

В наших работах мы воспользовались предложенным Л. Л. Россолимо (8) термином баланс органического вещества для обозначения итога всех протекающих в водоеме превращений органических веществ, рассматриваемого как результат двух противоположных процессов[1].

Очевидно, что баланс органических веществ может иметь положительное, отрицательное и нулевое значение. Нулевой баланс как итог годового цикла возможен только в водоеме с вполне обратимым метаболизмом, мыслимым лишь как теоретическая абстракция. Однако конкретно существующие водоемы могут в большей или меньшей мере приближаться к этому предельному состоянию.

В случае положительного баланса в водоеме откладывается или удаляется из него некоторое количество органического вещества. Из изложенного выше следует, что именно этот тип баланса с необходимостью должен наблюдаться в водоемах, в которые извне поступают только неорганические вещества. Естественно, что в таких водоемах невозможно длительное существование отрицательного баланса, который быстро истощил бы запас органических веществ.

Однако длительное существование отрицательного баланса вполне возможно в третьем, еще нами не рассматривавшемся случае, когда в водоем поступают не только неорганические, но и готовые органические соединения. Практически это имеет место по отношению ко всем природным водоемам. Однако понятно, что для поддержания отрицательннго баланса этот приток должен быть достаточно мощным, что имеет место только в частных и, вероятно, достаточно редких случаях, тем более что специальный анализ этого вопроса, сделанный в другом месте (5), показал нам, что для возникновения отрицательного баланса, помимо наличия достаточно мощного притока

Нам уже приходилось указывать, что с этой точки зрения деятельность большинства автотрофных хемосинтетических бактерий является дальнейшим продолжением начатого гетеротрофными организмами освобождения энергии, запасенной путем фотосинтеза. Напомним, что большинство веществ, окисление которых служит энергетическим источником для хемосинтетических бактерий (H_2S, NH_3, CH_4), являются продуктами неполного окисления сложных органических соединений.

[1] Употребляя термин баланс по отношению к органическому веществу, мы не предрешаем вопроса о том, следует ли и по отношению к другим элементам динамики веществ в водоеме применять этот термин. В общей форме нам представляется, что употребление его уместно лишь в тех случаях, когда существо изучаемого явления позволяет рассматривать его как результат двух противоположных процессов.

органических веществ, необходимо существование специальных условий. Все же остается вероятным, что по меньшей мере некоторые вторичные озера на торфяных массивах характеризуются отрицательным балансом. В подобных водоемах разрушение органических веществ может преобладать над построением и консументы над продуцентами. Следовательно, в таких водоемах биомасса какого-либо гетеротрофного организма (например, рыбы) в конечном итоге лимитируется не только величиной „первичной продукции", которая, как мы показали в той же работе, может быть весьма мала, но также и количеством используемых в водоеме аллохтонных органических соединений.

Нетрудно видеть, что для сохранения стабильности свойств водоема итог отрицательного баланса не может быть больше количества поступающих в водоем за тот же промежуток времени органических соединений. Напомнив еще раз, что основным путем разрушения органических веществ является использование их гетеротрофными организмами. Следовательно, не следует полагать, что водоем с отрицательным балансом должен характеризоваться низкой продуктивностью в обычном понимании этого слова, т. е. небольшим количеством биомассы гетеротрофных организмов. Должно существовать обратное соотношение: чем больше отрицательный баланс, тем больше биомасса обитающих в нем гетеротрофных организмов. Больше того, в подобном водоеме теоретически возможно и увеличение донных органических отложений в случае, если итог отрицательного баланса меньше, чем поступление аллохтонных органических соединений.

Возможность существования отрицательного баланса является наиболее характерной особенностью водоемов с притоком органических веществ аллохтонного происхождения. В остальном к подобным водоемам приложимы все выведенные выше положения с некоторой поправкой на поступающие извне органические вещества.

Итак, анализ содержания понятия „продуктивность водоема", проведенный на основе постулата стабильности свойств водоемов, с неизбежностью привел нас к таким представлениям, как положительный и отрицательный баланс, необходимость выключения части органического вещества из кругооборота, степень использования первичной продукции и т. д. Нетрудно видеть, что перечисленные моменты, являясь выражением стабилизирующих процессов, вместе с тем ведут к изменению свойств водоема, к эволюции его.

Направление, характер и темп этой эволюции будут различны в зависимости от степени выраженности каждого из этих явлений; так, например, ясно, что эволюция водоема, характеризующегося полным использованием первичной продукции, будет протекать иначе, чем водоема, в котором она используется в незначительной степени. Все разбиравшиеся выше явления теснейшим образом связаны друг с другом, поэтому направление эволюции водоемов определяется не какимлибо одним из разобранных процессов, а в первую очередь отражает определенное сочетание их. Нельзя сомневаться, что существует несколько достаточно определенных сочетаний этих процессов, а следовательно, и типов водоемов с присущими им характером и темпом развития.

Установление типов водоемов — проблема, далеко выходящая из рамок вопросов продуктивности, к тому же почти целиком еще незатронутая исследованием. После попытки Тинемана установить основные типы озер, все последующие более дробные классификации основывались на внешних признаках озер и имели чисто описательный характер. Остается неясным отражают ли установленные таким образом группировки водоемов существенные особенности их. Неясно

также, какие из устанавливаемых групп являются отдельными стадиями развития озера, какие отражают коренное различие типа водоема, что следовало бы различать в первую очередь.

* *
*

Теперь в свете изложенных представлений перейдем к рассмотрению вопросов продуктивности в более узком смысле, применительно к определенному продукту.

Любой живой объек способен к безграничному размножению, следовательно, при неизменно благоприятных условиях может дать неограниченно большую продукцию. Уже отсюда ясно, что процесс продуцирования в природе ограничивается не свойствами самого организма, а особенностями окружающей среды. Однако в каждом данном водоеме биомасса и продукция любого организма имеют определенную величину, следовательно, и отношение их (P/B — коэфициент Л. А. Зенкевича) будет характерным для каждого продукта. Нетрудно видеть, что величина P/B коэфициента определяется не столько биологическими особенностями продукта самого по себе, как общей совокупностью условий, так как наблюдаемая в природе скорость продуцирования весьма далека от максимальной скорости прироста, определяемой особенностями самого объекта.

P/B коэфициент, дающий весьма инструктивное и наглядное изображение некоторых общих соотношений и крайне плодотворный при относительно неизменной и однородной среде (море), в случае изменчивой и крайне гетерогенной среды пресноводных озер часто теряет свое значение. Так, например, на ряде озер нам приходилось наблюдать, что с увеличением количества, а следовательно, и биомассы водорослей, в планктоне суточная продукция столба воды не только не возрастала, но даже падала, так как в результате уменьшения прозрачности, вызванного развитием водорослей, уменьшалась относительная мощность трофогенного слоя. В данном примере P/B коэфициент непрерывно уменьшался, отражая изменение условий, а не свойств водорослей. Трудно говорить о какой-то определенной величине P/B для планктической водоросли, которая, попадая в слой ниже компенсационной точки, является консументом, а выше продуцентом.

Несмотря на то что затрагиваемый вопрос, казалось бы, ясен для всех исследователей, все же нам кажется, что на практике гидробиологии недостаточно оценивают жесткость тех рамок, в которые поставлено продуцирование отдельных объектов общими условиями водоема. Эта недооценка отразилась, например, в такой формулировке: „Путь для выяснения продуктивности водоемов... лежит в знании самого организма, продуцируемого водоемом“ (Карзинкин) (7).

Существенно помнить, что все явления продуцирования в неэксплоатируемых водоемах являются непрерывной цепью циклических процессов, конечным звеном которой лишь в некоторых частных случаях является организм (удаляющиеся из водоема imago насекомых), а в общем илозые отложения.

По отношению к продуцированию определенного вида организмов или некоторой группы их в неэксплоатируемых водоемах встают два основных вопроса: 1. Чем ограничивается величина продукции? 2. Какова роль рассматриваемого организма в водоеме?

При этом мы не упоминаем в качестве отдельной проблемы о количественном учете населения водоема, так как количественное выражение населения водоема по отношению к вопросам общей лим-

нологии не является самодавлеющей проблемой, а только лишь необходимым средством исследования, применение которого подчинено конечным задачам изучения. Это не умаляет огромного значения тщательного количественного определения населения, без чего немыслимо изучение многих сторон явления продуцирования.

Изучение намеченных вопросов должно базироваться на знании следующих основных моментов:

1) количественных характеристик некоторых основных биологических особенностей объекта (скорости размножения, интенсивности дыхания, продолжительности жизни, характера роста, особенностей питания и пищеварения и др.);

2) основных особенностей водоема и динамики органического вещества (общей величины первичной продукции, степени использования ее, характера главного ограничивающего использования ее фактора и пр.);

3) отношение данного объекта к тем абиотическим условиям внешней среды, которые в нормальной среде обитания объекта могут оказывать влияние на физиологические отправления его;

4) главных биоценотических зависимостей, в которые вступает объект (включая и условия питания).

Сразу же следует указать, что своеобразие отдельных конкретных случаев настолько велико, что было бы безнадежно пытаться устанавливать универсальные пригодные для всех случаев «индикаторы» продуктивности или выделять какой-либо «ведущий» фактор. Вместе с тем конкретный анализ природных реальных соотношений, несомненно, позволит по отношению к каждому объекту и типу водоемов установить типичные случаи, после чего и будет возможно указать на конкретные определяющие продукцию моменты. Пока же в общей форме ясно, что общие черты динамики органических веществ в водоеме дают наиболее общие предельные границы, в рамках которых процесс продуцирования каждого отдельного объекта определяется в первую очередь биоценотическими зависимостями. Не отрицая влияния абиотических условий, мы все же в общем придаем им меньшее значение. Нам кажется, что часто абиотические условия привлекаются для истолкования таких явлений, к которым они по существу не имеют отношения. Несомненно, что по отношению к конституционально-адаптированным к данной среде организмам особенности среды, иногда сами по себе весьма резко выраженные и даже гибельные для других организмов, являются индиферентными условиями, не влияющими на их жизнедеятельность.

По нашему представлению, которое мы могли бы подкрепить многочисленными данными, большинство (если не все) условий внешней среды, за исключением, конечно, температуры, в широких пределах весьма слабо влияют или даже совсем не влияют на интенсивность жизнедеятельности организма, которая начинает существенно нарушаться только при приближении значения внешнего фактора к предельной для данного организма величине. Поэтому нам кажется, что когда напряжение какого-либо абиотического фактора в среде приближается к предельному и он начинает оказывать неблагоприятное действие на организм, то это создает настолько неблагоприятные условия для конкуренции данного вида с другими формами, лучше приспособленными по отношению к данному условию среды, что он неизбежно должен уступить место другим формам и либо временно (сезонные изменения), либо совсем выпасть из состава населения данного биотопа. Таким образом, сезонные изменения населения водоемов, вероятно, во многих случаях вызываются абиотическими факто-

рами, что вполне очевидно по отношению к растительным формам и очень далеко от очевидности по отношению к животным. Что же касается величины биомассы данного объекта в водоеме и даже темпа прироста ее, то, повидимому, здесь ограничивающими моментами в пределах, допускаемых общими условиями водоема, в первую очередь, если не исключительно, являются биоценотические соотношения (пища, враги, убежища и т. д.). Какой именно из биоценотических факторов имеет преобладающее значение в каждом отдельном случае, можно установить только путем конкретного изучения, опирающегося, понятно, на приложение общих закономерностей и понятий биоценологии, которые до сих пор еще в весьма малой степени используются при исследовании водоемов.

Пожалуй, большие трудности встречает исследование второго из поставленных выше вопросов; какова роль изучаемого продукта в жизни водоема? Также и здесь необходим правильный количественный учет населения и знание основных жизненных проявлений объекта, причем в данном случае большое значение имеют такие физиологические функции, как интенсивность обмена, характеризующая скорость использования энергии. Очевидно, что при разной интенсивности обмена значение той же величины биомассы будет совершенно различно, так как в еднницу времени будет перерабатываться различное количество вещества и энергии. Вообще, по отношению к воздействию на среду, физиологические особенности организмов выступают на первый план. Легко понять, что в разных водоемах при различных условиях среды то же самое место в общей системе протекающих в водоеме процессов занимают совершенно различные организмы. И обратно, различные по своему систематическому положению организмы могут по отношению к общим процессам превращения веществ в водоеме занимать то же место. Легко понять, что общие условия водоема, ограничивающие продукцию, действуют не на продукцию отдельных видов, а именно на такие функционально объединенные группы. Полная неизученность этих вопросов не позволяет обсудить эту проблему с той полнотой и конкретностью, которая бы соответствовала ее значению.

Что касается промысловой продуктивности, то в рамках настоящей статьи этот важнейший и многогранный вопрос мы затронем только в той мере, в какой он непосредственно соприкасается с высказанными положениями. Под промысловой продукцией мы понимаем то количество продукта, которое фактически вылавливается человеком. Величина промысловой продукций не является свойством водоема самого по себе, а слагается в результате взаимодействия свойств водоема и воздействия человека. Потому в отсутствии эксплоатации водоем не имеет никакой определенной промысловой продуктивности. Вопрос о том, в какой мере и в каких случаях мы имеем право прилагать к промысловой продуктивности представления, основанные на изучении неэксплоатируемых водоемов, требует специального рассмотрения. Понятно, что применение нового понятия — промысловая продуктивность — оправдано только в случае воздействия человека, перешедшего некоторый минимальный предел, разный для разных водоемов. Исследование промысловой продуктивности подчинено основному вопросу: каким путем возможно наилучшим образом повысить производительность водоемов?

Прежде всего бессознательное и сознательное воздействие человека отражается на изменении биоценотических взаимоотношений. Как известно из рыбоводной практики, уже этот путь (вылов сорной рыбы, подсадка мальков, акклиматизация, рациональный облов и т. п.)

при сознательном применении его может дать большие результаты. Повидимому, в настоящий период подобные мероприятия и остаются основными. Поэтому и изучение пищевых цепей, эффективности различных кормов, конкуренции условий, необходимых для икрометания и развития, и множества других подобных вопросов приобретает особое значение.

Но для установления пределов промысловой продукции по отношению к каждому определенному объекту необходимо знание не только биологических и физиологических особенностей его, но и общих условий, которые ограничивают величину промысловой продукции при достижении наивыгоднейшего сочетания упомянутых биоценологических и физиологических моментов.

При рассмотрении условий водоема, лимитирующих промысловую продукцию, следует различать два случая: 1) размеры вылова не превышают величины, при которой возможно установление стабильного состояния, 2) размеры вылова превышают эту величину. В первом случае повышение промысловой продуктивности идет за счет уменьшения количества иловых отложений, откладываемых за год, во втором — за счет использования отложений предыдущих лет.

В первом случае наиболее общим фактором, ограничивающим промысловую продукцию, будет не величина первичной продукции, как это часто ошибочно полагают, а только лишь некоторая часть ее, а именно та часть, которая соответствует количеству элементов, поступающих в водоем извне, а не регенерировавших из иловых отложений. Другими словами, при той же первичной продукции предельная величина промысловой продукции будет больше в водоеме с менее обратимыми циклами. Промысловая продукция может превысить эту величину только за счет уменьшения мощности органических отложений в водоеме. Практически этот случай быть может не всегда ведет к быстрому истощению водоема и в некоторых условиях, вероятно, может дать даже в течение длительного срока увеличение промысловой продуктивности. В особенности этого можно ожидать в тех водоемах, в которых первичная продукция используется в незначительной степени вследствие наличия какого-либо ограничивающего условия (см. выше стр. 591).

Помимо повышения производительности путем изменения биоценотических отношений, что на ближайшее время, повидимому, останется основным путем воздействия на водоем, теория продуктивности должна предусмотреть и возможное в дальнейшем применение иных мероприятий. Эти мероприятия будут различны в водоемах с достаточно полным использованием первичной продукции и в случаях неполного использования ее.

В первом случае такие мероприятия, как увеличение притока органогенных элементов, могут оказаться полезными, во втором же они не будут иметь эффекта и потребуются иные меры, как, например, понижение или повышение уровня и т. д.

Может быть только по отношению к увеличению промысловой продуктивности такими мероприятиями, которые выходят за пределы влияния на биоценотические отношения, следует сохранить термин потенциальная продуктивность, который за последнее время получил некоторое распространение, несмотря на отсутствие определённого содержания. Действительно, любая промысловая продукция есть выявление потенциальной продуктивности по отношению к неэксплоатируемому водоему и возникает в результате нарушения биоценотических отношений, Поэтому до тех пор, пока речь идет об увеличении промысловой продукции в результате мероприятий,

сводящихся в основном к изменению биоценотических отношений, нет нужды говорить о потенциальной продуктивности.

* *
*

В заключение еще раз отметим неполноту нашего анализа. Целый ряд весьма существенных сторон явления мы не затронули; так, например, мы совершенно не упоминали о качественной стороне разбиравшихся процессов, которая иногда оказывает решающее влияние на количественное выражение их. Далеко не безразлично, например, выражается ли первичная продукция в построении мелких протококковых водорослей, доступных непосредственному усвоению планктическими животными, или же она выражается в развитии крупных сине-зеленых водорослей, которые в общем, повидимому, не доступны для планктических животных, в результате чего синтезированное сине-зелеными органическое вещество должно предварительно пройти стадию использования его бактериями.

Мы предвидим также возможность упрека в слишком широком истолковании содержания понятия продуктивности. Могут сказать, что очерченное выше понимание продуктивности в широком смысле равнозначно таким иногда встречающимся терминам с неопределенным содержанием, как, например, „динамика органических веществ". Действительно, мы не беремся установить какой-либо границы между этими понятиями и сомневаемся, следует ли различать их. Чтобы реально представить возникающие здесь трудности, вспомним хотя бы, что количество растворенных в воде органических веществ во много раз больше, чем количество органических веществ, заключенных в планктоне, и что бактерии, служащие основной пищей для зоопланктона, живут, повидимому, в основном за счет растворенного в воде органического вещества. Мы не представляем себе, как возможно отделить динамику органических веществ от процессов продуцирования. Поэтому, для того чтобы не создавать излишнюю путаницу введением без особой нужды новых терминов, мы и пытались проанализировать процессы, охватываемые общеупотребительным термином — продуктивность водоема.

Все же было бы неправильно так широко толковать объем этого понятия, как это иногда делается. Так, например, Уэлч (13) считает, что основная задача лимнологии в целом есть изучение биологической продуктивности. Аналогичные мнения были высказаны и у нас в Союзе. Не приходится отрицать центрального положения проблемы продуктивности в лимнологии и не только вследствие большого практического значения ее, но и потому, что именно организмы являются активным началом для огромного большинства протекающих в водоеме процессов. Вместе с тем в водоеме существует целый ряд вполне очерченных рядов явлений, возникающих не только на основе биологических, но также и физических, физико-химических и химических явлений и подчиняющихся своим достаточно определенным закономерностям, а следовательно, и представляющих особые проблемы для изучения. Из того, что результаты этого изучения неизбежно найдут себе применение и в теории продуктивности, отнюдь не следует, что, например, изучение особенностей и закономерностей „динамики" кальция, весьма зависимой в частности (но только в частности!) от биологических процессов, является частью проблемы продуктивности.

В равной мере и изучение тех основных физиологических особенностей отдельных организмов, без учета которых невозможно пони-

мание закономерностей продуктивности, само по себе не является изучением продуктивности, даже если непосредственным поводом к нему и служило желание получить данные для построения теории продуктивности. В каких бы целях ни изучалось пищеварение рыб, оно остается процессом физиологическим и изучение его неизбежно является изучением физиологического, а не лимнологического вопроса.

Отсюда не следует, однако, что в случае необходимости для понимания продуктивности не следует ставить физиологических, экологических и других исследований. Наоборот, подобные данные по отношению к главным объектам совершенно необходимы и должны быть получены в планомерно и широко поставленных экспериментах с учетом наблюдающихся в природе условий. В настоящее время весьма сильно чувствуется недостаточное знание даже самых основных физиологических и биологических особенностей руководящих форм. Это обстоятельство крайне затрудняет различные расчеты и сопоставления. Поэтому накопление подобного материала является задачей первостепенного значения. При этом ясно, что только на основании знания природных условий возможно установить, какие именно особенности и каких объектов должны быть изучены в первую очередь.

Все же проблема продуктивности как таковая ограничена изучением закономерностей процесса продуцирования в водоемах, понятно при использовании знания особенностей организмов, с одной стороны, и водоема — с другой.

Каково же положение с изучением продуктивности водоемов в настоящее время? Мы берем на себя смелость утверждать, что в СССР, несмотря на большой размах лимнологических работ и на отдельные весьма ценные исследования и начинания, общее состояние, организация и направление исследования пресных водоемов не обеспечивают такого интенсивного и плодотворного решения основных проблем, которого вправе требовать от советской науки растущее социалистическое общество.

Утверждения вроде „водоем есть единое целое“ или „лимнология — наука синтетическая» получили широкое распространение в последние годы. К сожалению, иногда эти положения на практике истолковываются как необходимость изучать сразу все особенности водоема, для чего совместными усилиями различных специалистов дается иногда детальное, иногда более беглое, но всегда чисто внешнее описание признаков водоема, а в некоторых случаях и их изменения по сезонам. При этом применяются методы, механически взятые из предыдущего фаунистического периода гидробиологии и из „чистой“ гидрохимии. Материал по планктону, бентосу, химизму воды, морфометрическим элементам и пр. собирается отдельно по установившемуся шаблону. Впоследствии из сопоставления полученных таким путем иногда весьма обширных материалов делаются попытки найти связи между отдельными рядами явлений и с помощью не всегда доказательных рассуждений констатируются различные примеры зависимости биологических явлений от физико-химических особенностей среды или, наоборот, предлагаются новые обозначения типов водоемов или новые варианты предложенных классификаций и т. д. В результате подобного „комплексного“ изучения водоема не может получиться ничего, кроме описания внешних черт его.

Нам могут указать, что если такие описания и мало плодотворны для целей общей лимнологии, то по отношению к частной лимнологии они имеют значение. Не приходится возражать против необходимости описания единичного явления в том случае, когда

оно само по себе представляет интерес, что не всегда бывает очевидным по отношению к объектам лимнологических исследований. Однако значение описания возрастает, если оно дает знание не только внешних особенностей явления, но и показывает, как в данном единичном случае проявились общие закономерности, тем самым позволяя выделить основные особенности его.

В результате применявшихся методов исследования огромный накопленный материал по количественному учету планктона, бентоса, химизму воды лишь в очень слабой степени используется для общих выводов или даже не используется совсем, а общие представления не выходят из стадии спекулятивных рассуждений, в очень слабой степени связанных с наблюдениями, не говоря уже о практике хозяйственного использования водоемов.

Несомненно, что такое положение отражает также и органические недостатки господствующих теоретических построений, которые только пассивно обобщают эмпирический материал и лишь в слабой степени оказывают организующее влияние на добывание его. Особенно ярко эти черты проявились в многочисленных трудах Тинемана, в которых обозный характер теории замаскирован эффектными спекулятивными построениями и широким „философским" охватом проблемы. Понятно, такое положение не случайно и корни его следует искать в понимании Тинеманом понятия „целого" и вообще в философских предпосылках его построений, основанных на идеализме.

Нам кажется, что исследование продуктивности будет более плодотворным, когда совокупность явления в водоеме будет расчленяться для изучения не по случайному по отношению к самому явлению принципу (отдельное собирание материала по химизму, планктону, бентосу и т. д.), а когда на основании теоретического анализа будут намечаться некоторые частные зависимости, на которых должно быть сконцентрировано внимание исследователей. При этом, вероятно, окажется необходимым дополнить, а частично и заменить традиционную методику новой, избранной в соответствии с четко сформулированными задачами изучения.

Несмотря на разнообразие подлежащих изучению явлений, повидимому, особенно большую роль должно сыграть применение физиологических методов, столь трудно внедряющихся в лимнологию (напомним, например, что до сих пор сделаны только единичные попытки применить к пресным водам столь многообещающий метод культур фитопланктона на обогащенной воде Шрейбера). Методы, основанные на физиологических явлениях, позволяют непосредственно изучать функциональное значение того или другого явления в общей системе процессов. Нам пришлось убедиться, насколько неожиданные и плодотворные результаты может дать регистрация физиологической стороны явления на примере изучения величины первичной продукции планктона путем регистрации количества выделяемого кислорода. Оказалось, что скорость выделения кислорода (интенсивность фотосинтеза) является, несомненно, более характерной для данного водоема величиной, чем крайне пестрый и изменчивый состав фитопланктона. При этом выяснилось, что величины, отражающие интенсивность фотосинтеза планктона, не следуют за резкими сезонными колебаниями состава его, а обнаруживают строго закономерные и характерные изменения во времени в соответствии с изменением физико-химических свойств среды. Этот и другие наблюдавшиеся нами факты заставляют полагать, что регистрация физиологических функций населения водоема необходима для установления взаимосвязи интересующих нас процессов. Неоспоримым преимуществом ме-

тодов, регистрирующих результаты физиологических отправлений населения, является, во-первых, возможность непосредственного сравнения значения жизнедеятельности различного по качественному составу населения, и во-вторых, возможность сравнения результатов жизнедеятельности населения при различных условиях среды.

Выше мы пытались наметить некоторые соотношения, количественное исследование которых нам представляется необходимым (зависимость величины первичной продукции от количества поступающих в водоем веществ, зависимость величины вторичной продукции от первичной и других условий водоема, степень использования первичной продукции, степень обратимости метаболизма в водоеме, интенсивность илообразования, величина положительного или отрицательного баланса и др.). Количественное исследование большинства этих явлений, частично уже ведущееся, представляется нам вполне выполнимым с помощью уже имеющихся технических средств. Некоторые же из возникающих вопросов еще требуют разработки новых методов, от чего не приходится уклоняться, если необходимость изучения самого вопроса теоретически ясна.

Лимнологические исследования весьма трудоемки и требуют значительных средств, поэтому здесь особенно недопустимо кустарничество и особенно велика роль организационных моментов, в частности правильного выбора объектов для углубленного изучения и планового коллективного сотрудничества. И в этом отношении советским ученым представлены широчайшие, но еще не использованные возможности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А., Биологическая продуктивность морских водоемов. Основные понятия, обусловливающие факторы расчленения, Зоолог. журн., 15, 1, 1934.—2. Винберг Г., Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение I, Труды Лимнолог. ст. в Косине, 18, 1934.—3. Винберг Г. и Иванова А., Опыт изучения и т. д. Сообщение II, там же, 20, 1935.—4. Винберг Г., Наблюдения над интенсивностью дыхания и фотосинтеза планктона рыбоводных прудов. К вопросу о балансе и т. д. Сообщение III, там же, 21, 1936 (в печати).—5. Винберг Г., Некоторые наблюдения на гумусовых озерах (Петровские озера). К вопросу о балансе и т. д. Сообщение IV, там же, 21, 1936 (в печати).—6. Винберг Г., Ивлев В., Платова Т. и Россолимо Л., Метод определения органического вещества и опыт калорической оценки кормности водоема, там же, 18, 1934.—7. Карзинкин Г. С., Теория продуктивности, как рабочая схема, Зоолог. журн., 15, 2, 1936.—8. Россолимо Л. Л., Задачи и установки лимнологии как науки. Труды Лимнолог. ст. в Косине, 17, 1934.—9. Alsterberg G., Die Dynamik des Stoffwechsels des Seen im Sommer, Lund, 1935.—10. Strom K., Tyrifjord. A limnological study, Skg. Vidensk. Akad. Oslo, 1932.—11. Thienemann A., Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Kiel, 1926.—12. Thienemann A., Der Produktionsbegriff in der Biologie, Arch. Hydrob., 22, 1931.—13. Welch P. S., Limnology, New York, 1935.

SOME GENERAL PROBLEMS CONCERNING THE PRODUCTIVITY OF LAKES

by G. Winberg

The word «productivity» is practically used both with regard to a reservoir as a whole, to characterize a more or less greater development of life in it, irrespectively of any particular object, and in a narrower sense to designate the production of definite organisms.

It has been empirically established that the large majority of reservoirs are characterized by a definite chemical composition of their water, a

definite population as well as by some other characters. That stability of properties, found in reservoirs, is due to a definite complex of processes which had been formed in each of them in the course of their development. These processes being of stabilizing significance, lead at the same time to the accumulation of new properties (e. g., slimeformation) which produce the evolutionary changes of a reservoir. While analysing the productivity phenomena, the evolutionary changes were not taken into consideration. the stability of properties of a lake, which was considered as one of the most conspicuous manifestations of its wholeness, having been postulated.

The simplest abstract scheme of a lake is a closed unity with a fully reversible metabolism. In such a lake the accumulation of an organic substance and catching are impossible without disturbing the state of stability.

The next approximation to real state of things is represented by a lake into which only mineral compounds can pass from the surrounding medium. In this case the stability may be preserved only when, owing to the population's activity, such a quantity of substances becomes excluded from the circuit, by means of leaving the lake or deposing inert compounds, as corresponds to the quantity and composition of substances that entered the lake during the same period of time (annual cycle). Metabolism of complete reversibility cannot, therefore, exist in such lakes.

The production of heterotrophie organisms (secondary production) in some reservoirs, as for example in those of small production, is determined by the size of the «primary production», i. e., by the conditions of the structure of organic substances, while in the others, where the primary production is used to a slight degree, the size of the secondary one is determined by the conditions limiting the processes of destruction (e. g., by the deficiency of oxygen in bottom layers).

It is possible to carry out a qualitative study of the extent to which the primary production may be utilised, by means of comparing the total size of the primary production processes, proportional to the quantity of oxygen given off, with that of the destruction processes, proportional to the quantity of oxygen taken in (the balance of organie substances). If only inorganic substance penetrate into a reservoir, then a positive amount of organic substance balance is to be observed there in the issue of the annual cycle. But in the case of considerable quantities of allochtonic organic substances being present in a certain reservoir, a negative amount of balance may result (e. g., in the case of secondary lakes on peat massives). In such lakes consumers can sharply predominate over producers, and the size of secondary production will be estimated principally according to the quantity of allochtonic organic substances.

In unexploited lakes the production process of some substance is found to be limited by general conditions of the lake within the range of which this process depends mainly upon biocenotic and not upon abiotic factors, because the peculiarities of a normal medium of habitation appear to be indifferent conditions for constitutionally adopted forms.

The study of production of some organisms in exploited lake is submitted to two principal problems. First, what is the size of production limited by? Secondly, what is the rôle played in a reservoir by the organism studied? The individuality of separate concrete cases is so great that it is quite hopeless to establish some universal «indicators» of productivify or to point out a «leading» factor.

The term of fishery production is to be understood as the quantity of product caught by man. This kind of productivity differs as a principle from that of unexploited lakes. The latter have no definite fishery

productivity, as the size of the fishery production is determined not only by the properties of a given lake, but by the character of human influence, which both consciously and unconsciously tells first of all on the change of biocenotic relations. The boundary size of the fishery production under conditions, considered as optimal in respect to the given object, is limited by general conditions of a lake. An alteration of those conditions, as for instance a lowering of the level, an increase of the affluence of organogenic elements and so like, serves to find out the potential productivity.

The subject of the problem of productivity is not to be understood, as is done by some authors (Welch) in too wide a sense. The above mentioned problem is limited by studying the regularities of the production process in lakes. In conducting this study both the knowledge of fundamental biological and physiological particularities of the object, obtained by means of special experiments, and that of certain regularities existing in other processes, characteristic for a lake, are to be utilised.

The study of problems connected with productivity as well as the building up of a theory present a complicated and difficult task, for the solution, of which the Soviet scientists have got the best conditions, as at present the growing socialistic society of the USSR is alone to be really interested in accelarating in every possible way the development of naturally producing forces.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 4

О КООПЕРАЦИИ ЩЕТИНОЧНЫХ ГЕНОВ У D. MELANOGASTER

М. Л. Карп

Из лаборатории генетики Института зоологии МГУ (зав.—акад. А. С. Серебровский)

ВВЕДЕНИЕ

Работы Баура, Нильсон Эле, Тине Тамеса и ряда других исследователей давно уже установили, что многие признаки обусловлены действием большого числа генов. Исследования, проведенные в последнее время некоторыми шведскими генетиками, показали, что число генов, влияющих на отдельные количественные признаки, очень велико, доходит иногда до 100—200 генов. Поэтому для генетики количественных признаков особенно актуальна разработка проблемы кооперации генов,—выявление закономерностей, определяющих эффект комбинации генов, действующих на один и тот же признак.

Каковы основные формы кооперации генов? В какой степени они определяются специфичностью генов и насколько они обусловлены межгенными связями, генотипом? Какова система взаимодействия процессов, определяемых отдельными генами? Вот основной комплекс вопросов, охватываемых данной проблемой. Освещение этих вопросов имеет не только большое теоретическое значение, но представляет непосредственный интерес и для практики. Исследования по кооперации генов, проведенные до настоящего времени, главным образом посвящены были определению основной формы кооперации генов.

Эти работы привели к разноречивым заключениям.

В эксперементах Пленкета (Plunket, 1930) редукция числа щетинок у D. melanogaster, вызванная действием комбинации двух генов, чаще всего превышала сумму редукции, обусловливаемой этими же генами, когда они действуют отдельно. Он на этом основании заключил, что обычно каждый ген интенсифицирует действие другого гена. При этом он отмечает случаи резких отклонений от этого правила.

С подобными явлениями взаимной интенсификации действия отдельных генов столкнулся и Филипченко (1931) в своей работе по мягким пшеницам.

В работе П. Ф. Рокицкого (1929) по кооперации щетиночных генов у D. melanogaster взаимное усиление действия генов представляло собой исключение. Чаще всего комбинация редуцирующих генов давала эффект гена, обусловливающего большую редукцию. Автор на этом основании заключил, что когда два гена обусловливают одинаково направленные процессы, но действуют с разной силой, их суммарный эффект равен не сумме или функции суммы обоих, а эффекту более сильного гена. Выводы Рокицкого согласуются с данными Бриджеса и Моргана (Bridges and Morgan, 1909), показавших по различным комбинациям глазных генов, что двойная комбинация глазных генов обычно дает эффект более светлого типа, и с данными Шульца (Schultz, 1935), пришедшего к аналогичному выводу на основании изучения большого числа комбинаций глазных генов. Рокицкий, сообщая о превалирующей в его экспе-

риментах форме кооперации генов, тоже отмечает возникновение множества резких отклонений от этой формы.

Некоторые исследователи описали случаи суммирования действия кооперируемых генов. Лайос Цзик (Layos Zsik, 1934) изучил кумулятивное действие различных генов, влияющих на размеры крыла у D. melanogaster. Его экспериментальные данные показали совершенно независимое действие отдельных генов в различных комбинациях. Каждый ген в любом сочетании с другими генами уменьшал или увеличивал проявление признака пропорционально его действию на основе генотипа диких мух. Автор считает, что независимое пропорциональное действие исследованных им генов может быть объяснено тем, что эти гены оказывают свое влияние на процессы развития крыла в разное время, в определенной последовательности.

Кру и Лами (F. Krew awd R. Lamy, 1934) исследовали различные комбинации генов окраски глаз sepia, vermilion и некоторых аллелей purpleg D. obscura. Сопоставление окраски глаз у мух, несущих различные комбинации этих генов, с окраской глаз, определяемой отдельными генами, дало картину простого суммирования действия отдельных генов. Авторы объясняют получаемый результат тем, что гены vermilion, sepia и purple действуют в различные периоды и что ни во времени, ни в пространстве между ними нет конфликта.

Расмусон (Rasmusson J., 1933) категорически отвергает схему суммирования действия генов и выдвигает гипотезу взаимодействия, сводящуюся к тому, что видимый эффект каждого гена тем меньше, чем больше число кооперируемых генов, действующих в том же самом направлении. Он основывается главным образом на том, что в результате скрещивания растений, отличающихся какими-нибудь высокими качествами, очень часто получаются более низкие типы и чрезвычайно трудно получить более высокие, чем родительские. Автор считает, что предложенная им гипотеза взаимодействия хорошо объясняет характер расщепления по количественным признакам.

Линдстром (Lindstrom E., 1933) исследовал расщепление количественных генов у тетраплоидных и диплоидных гибридов томата.

Анализ кривых распределения в F_2 у диплоидов и тетраплоидов дал автору основание предположить частичное доминирование генов, определяющих размеры плода, и кооперирование этих генов на основе суммирования их действий. Он допускает возможность некоторого геометрического действия генов, но считает, что его влияние на распределение F_2 должно быть весьма незначительно.

Если бы теория постепенного уменьшения действия каждого добавочного гена была верна, она должна была бы найти наиболее четкое подтверждение в экспериментах с различными дозами одного и того же гена. В этом отношении представляют интерес работы Штерна и Мангельсдорф—Фрапс.

Штерн (Stern C., 1929) исследовал различные комбинации аллелей гена bobbed у D. melanogaster. Он воспользовался Y-хромосомой, содержащей мутантную аллель гена bobbed. Путем присоединения или отнятия Y-хромосомы Штерн получил различные типы мух, отличающихся по количеству рецессивных аллелей гена bobbed. Сопоставление различных комбинаций 5 аллелей гена bobbed у диплоидных самок, у триплоидных мух, у сверхсамок и интерсексов показало, что накопление рецессивных аллелей постепенно увеличивает размеры щетинок до нормального фенотипа. Действие аллелей bobbed суммировалось, но после достижения нормального фенотипа новое добавление аллелей гена bobbed влияния не оказывало.

Постепенное изменение размера щетинок по мере увеличения числа аллелей этого гена автором представлено кривой, которая только перед достижением максимального эффекта (дикого типа) иллюстрирует постепенное уменьшение эффективности добавляемых на этой стадии аллелей гена. Автор, однако, отмечает субъективность определения размеров щетинок, особенно на стадии, близкой к нормальному фенотипу, и высказывает неуверенность в том, что этот участок кривой правильно отражает характ р изменения эффективности генов на стадии, близкой к нормальному фенотипу.

Мангельсдорф и Фрапс (Mangelsdorf and Fraps, 1931) исследовали влияние различных доз гена yellow на содержание витамина А в эндосперме кукурузы. Триплоидная природа эндосперма позволяет образовать 4 класса зерна, отличающихся соотношением генов: YYY, yYY, yyY, yyy.

Проведенные автором эксперименты показали прямую пропорциональность количества витамина числу генов yellow.

YYY	— — — 0	витамина
yYY	— — — 2,25	единицы витамина
yyY	— — — 5,00	„ „
yyy	— — — 7,50	„ „

Эти эксперименты четко показали совершенно независимое действие каждого гена yellow и отсутствие какого бы то ни было ослабления эффекта отдельных генов в результате их накопления.

В отношении характера изменения эффективности кооперируемых генов по мере увеличения числа их представляют интерес работы, связанные с изменением порогов для определенных генов.

Добржанский и Шульц (Dobrzhansky F. and Schultz J., 1934) в своей работе по вопросу о распределении факторов пола в ·хромосоме у D. melanogaster показали, что гены пола, не обнаруживающие заметного действия у диплоидных мух, оказались весьма эффективными у интерсексов.

Шульц (1935) сопоставил действие различных доз гена shaven в диплоидах и триплоидах D. melanogaster. У диплоидов две дозы shaven достаточны для удаления брюшных щетинок и некоторых щетинок на тораксе, у триплоидов две дозы этого гена дают эффект его крайнего аллеломорфа naked. Три дозы shaven в диплоидах дают дикий тип, а три дозы этого гена в триплоидах дают обычный эффект shaven, обусловливаемый двумя дозами этого гена в диплоидах. В диплоидах shaven полностью рецессивен. В триплоидах две дозы этого гена доминируют над нормальным аллеломорфом.

Давно еще Морган и Бриджес нашли, что некоторые рецессивные гены окраски глаз, дающие в гомозиготном состоянии ослабенную окраску, в присутствии некоторых других генов проявляются в гетерозиготном состоянии. Лебедев (Lebedeff G., 1932) установил, что у D. virilis рецессивный ген Y-хромосомы ruffled становится промежуточно доминантным в присутствии гена rounded, находящегося во II хромосоме. Ландауэр (Landauer, 1933) показал, что промежуточно доминантный ген курчавости у птиц под влиянием модификатора становится полностью рецессивным. Цыплята, гетерозиготные по типу курчавости и гомозиготные по этому рецессивному модификатору, обнаруживают курчавость первого оперения, но в зрелом возрасте они почти неотличимы от нормальных птиц. Трофимов (1934) представил несколько случаев изменения доминантности генов окраски глаз в присутствии других глазных генов: Гольдшмидт (Goldschmitt R., 1935) сообщил, что рецессивные гены black и vestigial проявляются в гетерозиготном состоянии в присутствии других генов.

В свете этих данных схема взаимодействия, предложенная Расмуссоном, построенная только на количественных показателях и не отражающая тех качественных изменений, которые каждый ген может вызвать в действии других генов, с которыми он комбинируется, представляется совершенно неприемлемой.

Каковы итоги работы, проделанной по кооперации генов? В общем сделано немного, особенно мало по количественным признакам. И то, что сделано, может быть рассмотрено как первые разведочные опыты по этой сложной проблеме. Накоплен ряд фактов, но осталась совершенно невыясненной природа этих фактов. Одни исследователи имели дело исключительно с эффектом суммирования, другие в своих экспериментах обнаружили превалирование иных тенденций, причем у разных авторов эти тенденции оказывались различными, третьи вообще никакой закономерности не обнаружили. С одной стороны, делались попытки увязать полученные результаты с действием отдельных генов на процессы формирования признака, но это сводилось пока только к логическим заключениям. С другой стороны, выдвигают по существу правильное положение, что эффективность каждого гена обусловлена действием всей совокупности остальных генов, влияющих на тот же признак. Но одновременно пытаются свести характер и степень этого взаимодействия к единой количественной схеме, в которой совершенно не учтена специфичность процессов, определяемых отдельными генами, качественные особенности их взаимодействия.

Совершенно очевидно, что работа по кооперации генов окажется наиболее плодотворной, когда генетическое исследование эффекта различных комбинаций генов будет сопровождаться изучением влияния каждого отдельного гена и их комбинации на процессы, обусловливающие этот эффект. Здесь возникают двоякого рода трудности. Трудно получить генетические структуры, отличающиеся между собой только определенными генами, которые в том или ином случае желательно исследовать. Подобная возможность представилась Штерну в его работе по комбинированию действия множественных аллелей. Но это исключительный случай, и использованный этим автором метод исследования не может быть применен в работе с другими

генами. Еще труднее выявить непосредственное действие определенного гена на процессы, ведущие к признаку. Даже в тех случаях, когда удается сопоставить два гена, действующих на фоне совершенно идентичных генов, не всегда может быть выявлена свойственная именно этим генам специфичность. Особенности того или иного гена могут быть в одном генотипе подавлены, в другом резко выражены. Рассмотрение двух генов на фоне одного генотипа может выявить одно отношение между ними. Сопоставление этих же двух генов на фоне другого генотипа может обнаружить резкое изменение этого соотношения.

В отдельных случаях при работе с сильными генами, непосредственно влияющими на процессы, доступные изучению, может представиться возможность некоторой классификации генов по характеру их влияния на формирование признака. Проблема кооперации генов, однако, не может быть сведена к выявлению специфичности отдельных генов. Разница между действием какой-нибудь комбинации генов и действием отдельных генов, входящих в эту комбинацию, в такой же мере определяется влиянием генотипа, как и действие каждого отдельного гена. Поэтому в основе дальнейшей работы по данной проблеме должно лежать выявление специфичности кооперируемых генов в отношении их влияния на процессы, ведущие к признаку, и всей системы межгенных взаимоотношений, обусловливающих эффект кооперации этих генов. Эта работа требует больших усилий, но только таким путем можно будет действительно приблизиться к пониманию сложного процесса координации влияния отдельных генов на признаки организма.

Данная работа преследует двоякую цель: получение новых данных по вопросу об основной форме кооперации генов и изучение системы взаимодействия в многогенных комбинациях.

При селекционных расчетах обычно применяется схема арифметического суммирования действия генов. Однако во многих случаях вместо независимого действия отдельных генов наблюдается взаимная обусловленность их проявления, сложное взаимодействие определяемых ими процессов. Для селекции представляет поэтому большой интерес изучение вопроса о том, при каких условиях приемлема схема суммирования действия генов и какова природа отклонений от этой схемы в многогенных комбинациях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Нами исследовано влияние генов Hw, Br, h, arp и различных комбинаций этих генов на число стернитальных и стерноплевральных щетинок у D. melanogaster. Hw увеличивает число стерноплевральных щетинок, макро- и микрохет и дает небольшие группы щетинок на мезоплевре, на крыльях и у основания первой пары ножек. По микрохетам ген проявляет полное доминирование, по макрохетам и стернитальным щетинкам — промежуточное доминирование (рис. 1,2). Использованная нами исходная линия — $\frac{Hw}{BCl}$. Ген Br увеличивает число стерноплевральных щетинок макро- и микрохет и редуцирует число стернитальных щетинок (рис. 3). Доминантен. Использована линия $\frac{Br}{Cy}$. Ген h. (hairy) увеличивает число стерноплевральных щетинок макро- и микрохет и дает небольшие группы щетинок на мезоплевре и на крыльях (рис. 4). Рецессивен. Ген h извлечен нами из хро-

мосомы ru h th st cu sr ca. Линия $\frac{h}{h}$ создана путем разведения мух, полученных от одного кроссоверного самца $\frac{+\ h\ +\ +\ +\ +\ +}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$ в результате скрещивания его с ♀ $\frac{DSb}{cIII}$, а затем ♂ $\frac{h}{CIII}$ × ♀ $\frac{DSb}{CIII}$. Ген arp редуцирует число стерноплевральных щетинок макро- и микрохет

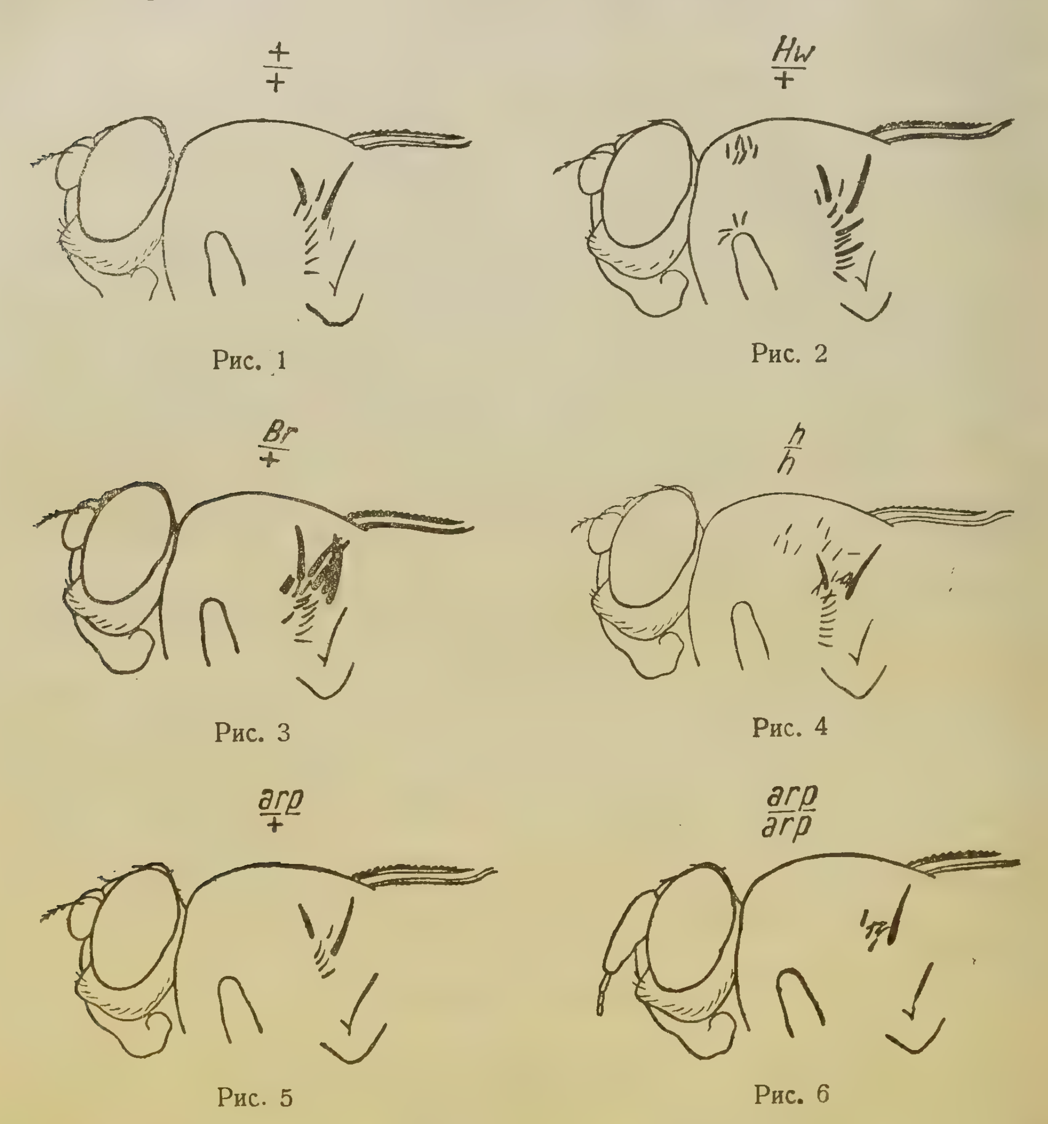


Рис. 1 Рис. 2 Рис. 3 Рис. 4 Рис. 5 Рис. 6

(рис. 5 и 6). По макрохетам ген рецессивен, по микрохетам доминантен. Линия $\frac{arp}{arp}$ предварительно подвергалась длительному отбору по низкому числу стерноплевральных щетинок.

Все 4 гена Hw, Br, h и arp очень сильно влияют на число щетинок и резко отличаются между собой по характеру своего действия. Это дает основание предположить, что наличие в использованных нами линиях других щетиночных генов, не обнаруживающих заметного проявления, существенного влияния на полученные нами результаты оказать не могло.

Использована также линия, маркированная геном sepia (se), не оказывающим заметного влияния на число щетинок, для получения

мух гомозиготных по нормальной аллеле гена $\left(\frac{+}{+}\ \frac{se}{se}\right)$ и фенотипически отличающихся от комбинаций, несущих h в гетерозиготном состоянии $\left(\frac{+}{h}\ \frac{se}{+}\right)$.

В результате ряда последовательных скрещиваний, представленных в схеме 1, получены были культуры.

$$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h+}{+se};\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}\ \text{и}\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}.$$

Проведенные скрещивания способствовали некоторому уравнению генотипов полученных линий. Чтобы еще больше ограничить влияние других генов на результат исследования, по каждой из полученных

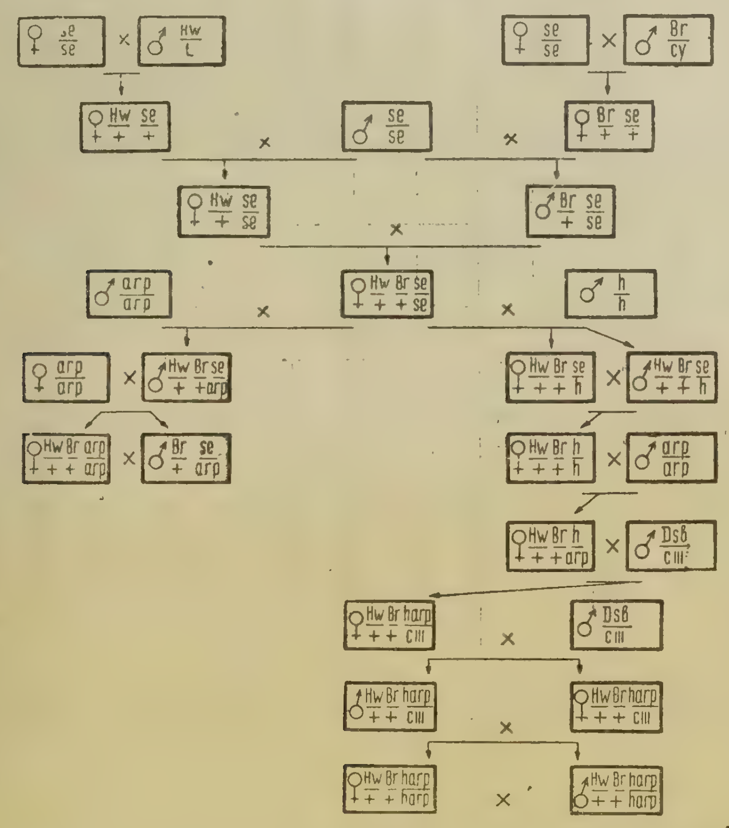


Схема скрещиваний, предназначенных для получения линий

$$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{Se}{h};\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp};\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$$

культур проведено было трехкратное скрещивание братьев с сестрами. Затем было поставлено одно массовое скрещивание для размножения этих культур. Наконец, проведены были следующие массовые скрещивания для получения различных комбинаций исследуемых генов и их сопоставления.

$$\text{I}.\ ♀\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h+}{+se} \times ♂ \left(\frac{Hw}{\angle}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h+}{+se};\ \frac{+}{\angle}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h+}{+se}\right)$$

$$\text{II}.\ ♀\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp} \times ♂ \left(\frac{Hw}{\angle}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+};\ \frac{+}{<}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}\right)$$

$$\text{III}.\ ♀\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}\ \frac{arp}{arp} \times ♂\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$$

Таблица 1. Сопоставление полученных средних чисел с ожидаемыми при простом суммировании действия генов (вариант А) и при пропорциональном действии каждого гена (вариант В) по комбинациям, полученным от скрещивания

$$♀\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\,+}{+\,Sl} \times ♂♂ \left(\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h+}{+Sl};\ \frac{+}{<}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\,+}{+\,Sl}\right)$$

№	Какая комбинация	I						II					
		n	M ± m	Индивидуальное действие гена		Ожидаемые числа		n	M ± m	Индивидуальное действие гена		Ожидаемые числа	
				число щетинок	%	A	B			число щетинок	%	A	B
1	$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	50	5,30±0,22	—	—	—	—	50	14,70±0,32	—	—	—	—
2	$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$	50	9,00±0,34	+3,70	+70	—	—	50	24,24±0,52	+9,54	+ 65	—	—
3	$\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	50	7,73±0,56	+2,43	+46	—	—	50	27,79±0,61	+3,09	+ 21	—	—
4	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	50	10,43±0,49	+5,13	+97	—	—	50	26,03±0,53	+1,33	+ 9	—	—
5	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$	50	12,00±0,69	—	—	11,43	13,14	50	29,00±0,65	—	—	27,00	29,40
6	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$	50	15,60±0,50	—	—	14,13	17,75	50	23,44±0,62	—	—	25,57	26,33
7	$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	50	5,00±0,37	−0,30	— 6	—	—	50	29,42±0,43	+14,72	+100	—	—
8	$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$	50	9,00±0,48	—	—	8,70	8,50	50	40,30±0,61	—	—	38,96	48,54
9	$\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	50	10,35±0,55	—	—	7,43	7,30	50	30,53±0,64	—	—	32,51	35,59
10	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	50	10,35±0,60	—	—	10,13	9,85	50	26,65±0,82	—	—	30,75	31,67
11	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$	50	13,00±0,82	—	—	11,13	12,35	50	49,48±0,95	—	—	42,05	58,74

№	Какая комбинация	III						IV					
		n	M ± m	Индивидуальное действие гена		Ожидаемые числа		n	M ± m	Индивидуальное действие гена		Ожидаемые числа	
				число щетинок	%	A	B			число щетинок	%	A	B
1	$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	50	20,00±0,28	—	—	—	—	50	39,22±0,78	—	—	—	—
2	$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$	50	33,24±0,57	+13,24	+66	—	—	50	37,24±0,42	—1,98	— 5	—	—
3	$\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	50	25,52±0,55	+5,52	+27	—	—	50	43,20±0,49	+3,98	+10	—	—
4	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	50	26,46±0,59	+6,46	+32	—	—	50	49,00±0,76	+9,78	+25	—	—
5	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$	50	41,00±0,79	—	—	38,76	42,20	50	40,95±0,56	—	—	42,22	40,77
6	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$	50	39,04±0,78	—	—	39,70	43,82	50	46,66±0,68	—	—	47,02	46,48
7	$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	50	34,42±0,53	+14,42	+72	—	—	50	36,52±0,45	—2,70	— 7	—	—
8	$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$	50	49,30±1,08	—	—	47,66	57,13	50	34,32±0,37	—	—	36,54	34,69
9	$\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	50	40,88±0,70	—	—	39,94	43,71	50	45,65±0,42	—	—	40,50	40,17
10	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	50	37,00±0,98	—	—	40,88	45,43	50	49,86±0,86	—	—	46,30	45,65
11	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$	50	62,48±1,70	—	—	53,18	72,63	50	43,63±0,60	—	—	38,52	38,16

I.—стерноплевральные макрохеты, II стерноплевральные микрохеты, III—общее число стерноплевральных щетинок, IV—стернитальные щетинки.

Таблица 2. Сопоставление полученных средних чисел с ожидаемыми при простом сум

комбинациям, полученным от скрещивания ♀

Какая комбинация	I				II			
	n	M ± m	Ожидаемые числа		n	M ± m	Ожидаемые числа	
			A	B			A	B
+/+ +/+ +/arp	50	4,00±0,0	—	—	50	10,06±0,19	—	—
+/+ Br/+ +/arp	50	9,20±0,22	7,70	6,80	50	17,10±0,49	19,60	16,60
Hw/+ +/+ +/arp	50	4,30+0,08	6,43	5,84	50	15,66±0,32	13,25	12,67
Hw/Hw +/+ +/arp	50	9,86±0,38	9,13	7,88	50	10,81±0,62	11,39	10,97
Hw/+ Br/+ +/arp	50	9,42±0,34	10,13	13,93	50	27,46±0,64	22,69	20,08
Hw/Hw Br/+ +/arp	50	18,25±0,51	12,83	17,45	50	22,37±0,78	20,93	18,10
+/+ +/+ arp/arp	50	2,00±0,0	—	—	50	11,58±0,30	—	—
+/+ Br/+ arp/arp	50	9,32±0,26	5,70	3,40	50	11,36±0,58	21,12	19,11
Hw/+ +/+ arp/arp	50	2,20±0,06	4,43	2,92	50	21,52±0,49	14,67	14,01
Hw/Hw +/+ arp/arp	50	8,84±0,40	7,13	3,94	50	13,64±0,52	12,91	12,62
Hw/+ Br/+ arp/arp	50	9,22±0,29	8,13	6,96	50	30,16±0,62	24,21	23,12
Hw/Hw Br/+ arp/arp	50	15,04±0,50	10,83	8,73	50	19,84±0,68	22,45	20,82

I—стерноплевральные макрохеты, II—стерноплевральные микрохеты, III—общее число

мировании действия генов (вариант А) и при пропорциональном действии (вариант В) по

$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp} \times ♂♂ \left(\frac{Hw}{<}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{arp};\ \frac{+}{<}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{arp}\right)$

III				IV			
n	M ± m	Ожидаемые числа		n	M ± m	Ожидаемые числа	
		A	B			A	B
50	14,06±0,21	—	—	50	41,66±0,46	—	—
50	26,30±0,58	27,30	23,33	50	38,26±0,33	39,68	39,57
50	19,96±0,35	19,68	17,85	50	45,50±0,50	45,64	45,82
50	20,67±0,65	20,52	18,56	50	49,50±0,58	51,44	52,08
50	36,88±0,53	32,82	29,64	50	42,28±0,52	43,66	43,53
50	40,62±0,75	33,76	30,81	50	40,04±0,55	49,46	49,47
50	13,53±0,30	—	—	50	42,00±0,33	—	—
50	20,68±0,67	26,82	22,65	50	36,20±0,38	40,02	39,90
50	23,72±0,49	19,10	17,27	50	43,72±0,37	45,98	46,20
50	22,48±0,58	20,04	17,93	50	43,68±0,68	51,78	52,50
50	39,38±0,5I	32,34	28,62	50	38,82±0,83	42,00	43,89
50	34,88±0,83	33,28	29,75	50	39,00±0,95	49,80	49,87

стерноплевральных щетинок, IV—стернитальные щетинки.

Мухи разводились на дрожжевом корму, приготовленном по рецепту Оффермана (Offerman, DIS, 1935) при температуре 24—25°. Родители удалялись на 4-й и 5-й день. В каждой банке вылуплялось около 200—300 мух. Таким образом, в каждой банке удавалось находить все комбинации, какие могли быть получены в результате соответствующего скрещивания. Подсчет щетинок производился только у самок на двух стернитах брюшка: втором и третьем спереди. По стерноплевральным щетинкам отдельно подсчитывались макрохеты и микрохеты на обеих сторонах. Учитывалось также влияние исследованных генов и полученных комбинаций на щетинки, расположенные на других участках тела,—мезоплевральные и шейные щетинки, щетинки крыльев.

Изучены были следующие комбинации:

1. $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$
2. $\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$
3. $\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$
4. $\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$
5. $\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$
6. $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$
7. $\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}$
8. $\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{+}$
9. $\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{+}$
10. $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}$
11. $\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}$
12. $\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp}$
13. $\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{arp}$
14. $\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{arp}$
15. $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp}$
16. $\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp}$
17. $\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$
18. $\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$
19. $\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$
20. $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$

АНАЛИЗ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ.

Количественный эффект кооперации исследованных генов

Результаты проведенных скрещиваний представлены в таблицах 1, 2, 3 и рис. 7. В табл. 1 дана серия различных типов мух, полученных от скрещивания

$$♀\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{+h} \times ♂♂ \left(\frac{Hw}{<}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se+}{+h};\ \frac{+}{<}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se+}{+h}.\right)$$

В табл. 2 комбинации, полученные от скрещивания:

$$♀\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp} \times ♂♂ \left(\frac{Hw}{<}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+};\ \frac{+}{<}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}\right)$$

В табл. 3—результат скрещивания:

$$♀\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp} \times ♂\ \frac{h\ arp}{h\ arp}.$$

По каждому типу отмечен результат, полученный по всем рассмотренным группам щетинок, и ожидаемый эффект в двух вариантах: вариант А при простом арифметическом суммировании добавочных или редуцированных щетинок, определяемых отдельными генами; вариант В—при изменении всего числа щетинок пропорционально действию, проявляемому каждым добавочным геном на фоне генотипа диких мух. Например, по комбинации $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$, по группе стерноплевральных макрохет ожидаемые числа определены следующим образом. Hw дает на основе $\frac{se}{se}$ $+2,43$ щетинки (46%), мухи

Таблица 3. Сопоставление полученных чисел с ожидаемыми при простом суммировании действия генов (вариант A) и при пропорциональном действии каждого гена (вариант B) по комбинациям, полученным от скрещивания

$$♀ \frac{Hw}{+} \frac{Br}{+} \frac{h\ arp}{h\ arp} \times ♂ \frac{h\ arp}{h\ arp}$$

Какая комбинация	I				II				III			
	n	M ± m	Ожидаемые числа		n	M ± m	Ожидаемые числа		n	M ± m	Ожидаемые числа	
			A	B			A	B			A	B
$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \frac{h\ arp}{h\ arp}$	50	2,00±0,0	1,70	1,88	50	46,94±0,78	26,30	23,16	50	48,94±0,78	28,0)	23,36
$\frac{+}{+} \frac{Br}{+} \frac{h\ arp}{h\ arp}$	50	0,94±0,20	5,40	3,40	50	40,58±0,80	35,84	38,21	5)	50,52±0,60	42,24	38,76
$\frac{Hw}{+} \frac{+}{+} \frac{h\ arp}{h\ arp}$	50	2,00±0,0	4,13	2,74	50	65,56±0,57	29,39	28,02	50	67,57±0,57	33,52	29,67
$\frac{Hw}{+} \frac{Br}{+} \frac{h\ arp}{h\ arp}$	50	11,50±0,27	7,83	4,66	50	63,98±0,98	38,93	46,32	50	75,54±1,12	46,76	49,22

I — стерноплевральные макрохеты, II — стерноплевральные микрохеты, III — общее число стерноплевральных щетинок, IV — стернитальные щетинки

$\frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$ имеют 9,0 стерноплевральных макрохет; следовательно, по варианту А — $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$ должно показать $9,0 + 2,43 = 11,43$ макрохет, по варианту В — $9,0 \times 1,46 — 13,14$ макрохет. По комбинации $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$ вариант А должен показать $9,0 + 2,43 - 0,30 = 11,13$ макрохет $\left(\frac{h}{h}\right.$ на основе $\frac{se}{se}$ редуцирует 0,30 макрохет — 6% $\left.\right)$, а вариант В — $9,0 \times 1,46 \times 0,94 = 12,35$ щетинок. По варианту В вместо арифметического суммирования чисел производится действие умножения, но вариант В, так же как и вариант А, соответствует независимому действию каждого отдельного гена и представляет поэтому определенную форму суммирования действия кооперируемых генов.

По каждой комбинации вычислена была средняя ошибка разности между полученным результатом и ожидаемым. При этом m ожидаемого числа определялось на основании данных о кооперируемых типах, по варианту А — при помощи формулы для m суммы и разности.

m суммы = m разности $= \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$, а по варианту В — при помощи формулы m произведения $= \sqrt{(m_1 M_2)^2 + (m_2 M_1)^2}$ и m частного $= \sqrt{(m_1 M_2)^2 + (m_2 M_1)^2}$

Пример. M ± m	$\frac{Hw}{+}$	$\frac{Se}{se}$	=	$-7,33 \pm 0,56$
»	$\frac{Br}{+}$	$\frac{se}{se}$	=	$9,00 \pm 0,34$
»	$\frac{+}{+}$	$\frac{se}{se}$	=	$5,30 \pm 0,22$
»	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}$	$\frac{se}{se}$	=	$12,00 \pm 0,69.$

Следовательно, m ожидаемого числа комбинации $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$ о варианту $А = \sqrt{0,34^2 + 0,56^2 + 0,22^2}$, а m разности между полученным числом и ожидаемым $= \sqrt{0,69^2 + 0,34^2 + 0,56^2 + 0,22^2} = 0,98$; m ожидаемого числа комбинации $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{se}{se}$ по варианту

$$В = \frac{\sqrt{[(9,0 \times 0,56)^2 + (7,73 \times 0,34)^2]\ 5,3^2 + (0,22 \times 9,0 \times 7,73)^2}}{5,3^2}$$

и m разности между полученным числом и ожидаемым по варианту

$$= \frac{\sqrt{(0,69^2 \times 5,3^4) + [(9,0 \times 0,56)^2 + (7,73 \times 0,34)^2]\ (5,3^2 + 0,22 \times 9,0 \times 7,73)^2}}{5,3^2} = 1,38$$

Основанием для определения формы кооперации генов в каждом отдельном случае служило наличие или отсутствие реальной разницы

между полученным и ожидаемым результатом—разницы, превышающей тройную ошибку.

Рассмотрим результаты сопоставления полученных чисел с ожидаемыми по разным комбинациям. Для краткости группы щетинок обозначим римскими цифрами:

I — стерноплевральные макрохеты.
II — стерноплевральные микрохеты.
III — общее число стерноплевральных щетинок,
IV — стернитальные щетинки.
dA — разница между полученным числом и ожидаемым по варианту A и ошибка этой разности.

dB — разница между полученным числом и ожидаемым по варианту B и соответствующая ошибка.

		dA	dB
1. $\frac{Hw}{+}$ $\frac{Br}{+}$ $\frac{se}{se}$	I	$+0{,}57 \pm 0{,}98$	$-1{,}14 \pm 1{,}35$
	II	$+1{,}67 \pm 1{,}08$	$-0{,}40 \pm 1{,}42$
	III	$+2{,}24 + 1{,}15$	$-1{,}20 \pm 1{,}64$
	IV	$-0{,}27 \pm 1{,}16$	$+0{,}18 \pm 1{,}18$

Ни по одной группе щетинок эта комбинация не показывает реального отличия от ожидаемых чисел обоих вариантов.

У мух $\frac{Hw}{+}$ $\frac{Br}{+}$ $\frac{se}{se}$ имеется новая группа очень мелких щетинок

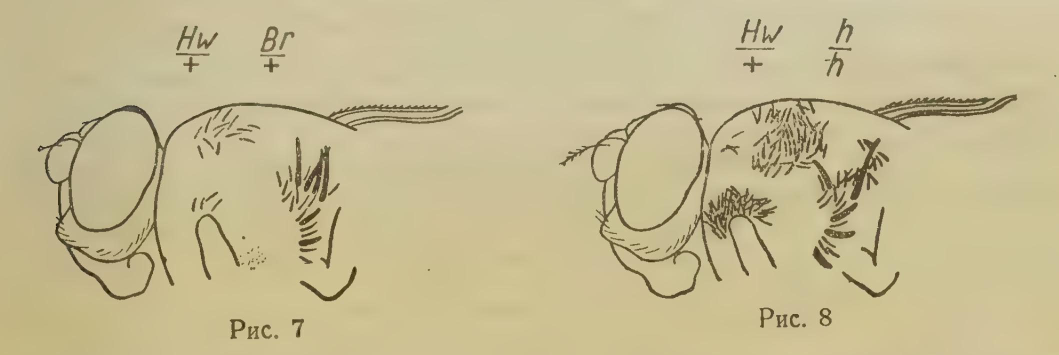


Рис. 7

Рис. 8

под первой парой ножек, до 20—25 щетинок на каждой стороне (рис. 7).

		dA	dB
2. $\frac{Hw}{Hw}$ $\frac{Br}{+}$ $\frac{se}{se}$	I	$+1{,}47 \pm 0{,}81$	$-2{,}15 \pm 1{,}39$
	II	$-2{,}13 \pm 1{,}02$	$-3{,}19 \pm 1{,}71$
	III	$-0{,}66 \pm 1{,}16$	$-4{,}78 \pm 1{,}57$
	IV	$-0{,}36 \pm 1{,}36$	$+0{,}18 \pm 1{,}52$

Эффект суммирования по макрохетам, микрохетам и стернитальным щетинкам подтверждается обоими вариантами ожидаемых чисел. По общему числу стерноплевральных щетинок эффект суммы по варианту A, меньше суммы по варианту B.

		dA	dB
3. $\frac{Br}{+}$ $\frac{h}{h}$	I	$+0{,}30 \pm 0{,}73$	$+0{,}50 \pm 0{,}93$
	II	$+1{,}34 \pm 0{,}96$	$-8{,}51 \pm 1{,}66$
	III	$+1{,}64 \pm 1{,}35$	$-7{,}83 \pm 1{,}74$
	IV	$-2{,}22 \pm 1{,}06$	$-0{,}37 \pm 1{,}15$

По макрохетам и стернитальным щетинкам суммирование действия генов подтверждено обоими вариантами ожидаемых чисел. По микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок эффекты суммирования по варианту А меньше ожидаемого по варианту В.

4. $\frac{Hw}{+}\ \frac{h}{h}$ (рис. 8)

	dA	dB
I	$+2,92 \pm 0,89$	$-3,05 \pm 0,71$
II	$-1,98 \pm 1,03$	$-5,06 \pm 1,24$
III	$+0,94 \pm 1,07$	$-2,83 \pm 1,49$
IV	$+5,15 \pm 1,11$	$-5,48 \pm 1,13$

По макрохетам и стернитальным щетинкам превышение эффекта суммирования и по общему числу стерноплевральных щетинок эффект суммирования подтверждены обоими вариантами ожидаемых чисел. По микрохетам — суммирование по варианту А и меньше суммы по варианту В.

У мух $\frac{Hw}{+}\ \frac{h}{h}$ крайне увеличено число мезоплевральных щетинок. Число шейных щетинок доходит у них до 80—100, в то время как у мух $\frac{Hw}{+}$ их около 10, а у мух $\frac{h}{h}$ они совсем не появляются. Число щетинок на крыле у мух $\frac{Hw}{+}\ \frac{h}{h}$ также значительно превышает сумму индивидуального действия генов. У многих мух очень велико число щетинок на брюшке за пределами стернитов (до 100—150). У $\frac{Hw}{+}$ на брюшке изредка появляется несколько щетинок, а у $\frac{h}{h}$ они совсем не наблюдаются.

5. $\frac{Hw}{Hw}\ \frac{h}{h}$

	dA	dB
I	$+0,22 \pm 0,92$	$+0,50 \pm 1,13$
II	$-4,10 \pm 1,11$	$-5,02 \pm 1,67$
III	$-3,88 \pm 1,27$	$-8,43 \pm 1,52$
IV	$+3,56 \pm 1,16$	$-4,21 \pm 1,60$

По макрохетам — эффект суммирования, по микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок меньше суммы, по стернитальным щетинкам получено больше ожидаемого по варианту А, и эффект суммы действия генов по варианту В.

6. $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$

	dA	dB
I	$+1,87 \pm 1,15$	$+0,59 \pm 1,83$
II	$+7,43 \pm 1,14$	$-9,26 \pm 3,48$
III	$+9,30 \pm 1,99$	$-10,15 \pm 3,59$
IV	$+5,11 \pm 1,48$	$+5,47 \pm 1,54$

По макрохетам суммирование подтверждено обоими вариантами ожидаемых чисел. По микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок сопоставление с вариантом А показывает превышение эф-

фекта суммирования, а с вариантом В — эффект суммы. По стернитальным щетинкам превышение эффекта суммирования подтверждено обоими вариантами ожидаемых чисел.

				dA	dB
7.	$\frac{Br}{+}$	$\frac{arp}{+}$	I	$-1{,}50 \pm 0{,}46$	$+2{,}40 \pm 0{,}44$
			II	$-2{,}50 \pm 0{,}81$	$+0{,}50 \pm 0{,}75$
			III	$-1{,}0 \pm 0{,}89$	$+2{,}97 \pm 0{,}84$
			IV	$-1{,}42 \pm 1{,}05$	$-1{,}31 \pm 1{,}06$

По макрохетам превышение эффекта суммирования и по стернитальным щетинкам эффект суммирования подтверждается обоими вариантами ожидаемых чисел. По микрохетам — суммирование по варианту В и меньше суммы по варианту А. По общему числу стерноплевральных — суммирование по варианту А и больше суммы по варианту В.

					dA	dB
8.	$\frac{Hw}{+}$	$\frac{arp}{+}$	(рис. 9)	I	$-2{,}13 \pm 0{,}80$	$-1{,}54 \pm 0{,}49$
				II	$+2{,}41 \pm 0{,}78$	$+3{,}39 \pm 0{,}59$
				III	$+0{,}28 \pm 0{,}74$	$+2{,}11 \pm 0{,}51$
				IV	$-0{,}08 \pm 1{,}15$	$-0{,}16 \pm 1{,}41$

По макрохетам эффект ниже ожидаемого, по микрохетам выше ожидаемого и по стернитальным щетинкам вполне соответствует ожидаемому по обоим вариантам суммирования. По общему числу стерноплевральных щетинок почти полное совпадение с ожидаемым по варианту А и небольшое превышение ожидаемого по варианту В. Заметно значительное уменьшение числа мезоплевральных щетинок и щетинок крыла, характерных для Hw. У многих мух $\frac{Hw}{+}\ \frac{arp}{+}$ этих щетинок совсем нет.

				dA	dB
9.	$\frac{Hw}{Hw}$	$\frac{ar}{+}$	I	$+0{,}73 \pm 0{,}61$	$+1{,}25 \pm 0{,}62$
			II	$-0{,}58 + 0{,}90$	$-0{,}18 \pm 0{,}78$
			III	$+0{,}17 \pm 0{,}94$	$+2{,}11 \pm 0{,}86$
			IV	$-1{,}94 \pm 1{,}34$	$-2{,}50 \pm 1{,}54$

По всем группам щетинок эффект суммирования подтвержден обоими вариантами ожидаемых чисел.

					dA	dB
10.	$\frac{Hw}{+}$	$\frac{Br}{+}$	$\frac{arp}{+}$	I	$-0{,}71 \pm 0{,}80$	$-4{,}51 \pm 1{,}15$
				II	$+4{,}77 \pm 1{,}14$	$+7{,}38 \pm 1{,}36$
				III	$+4{,}00 \pm 1{,}00$	$+7{,}04 \pm 1{,}41$
				IV	$-1{,}38 \pm 1{,}46$	$-1{,}25 \pm 1{,}68$

По макрохетам суммирование по варианту А и ниже ожидаемого по варианту В. По микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок полученный результат больше ожидаемого по обоим вариантам суммирования. По стернитальным щетинкам эффект суммирования подтвержден обоими вариантами.

			dA	dB
11.	$\frac{Hw}{Hw}$ $\frac{Br}{+}$ $\frac{arp}{+}$	I	+5,42 ± 0,84	+0,80 ± 1,29
		II	+1,44 ± 1,26	+4,17 ± 1,50
		III	+6,86 ± 1,10	+9,81 ± 1,23
		IV	−9,92 ± 1,56	−9,43 ± 2,56

По макрохетам превышение эффекта суммирования по варианту А и суммирование по варианту В. По микрохетам — суммирование по варианту А и по варианту В. По общему числу стерноплевральных щетинок превышение эффекта суммирования и по стернитальным щетинкам меньше ожидаемого по обоими вариантам.

			dA	dB
12.	$\frac{Br}{+}$ $\frac{arp}{arp}$	I	+3,63 ± 0,48	+5,92 ± 0,29
		II	−9,76 ± 0,32	−7,75 ± 0,88
		III	−6,14 ± 0,97	−1,97 ± 0,95
		IV	−3,82 ± 1,02	−3,70 ± 1,04

По макрохетам больше ожидаемого, по микрохетам и стернитальным щетинкам меньше ожидаемого по обоим вариантам. По общему числу стерноплевральных щетинок — эффект суммирования по варианту В и меньше суммы по варианту А.

			dA	dB
13.	$\frac{Hw}{+}$ $\frac{arp}{arp}$	I	−2,23 ± 0,60	−0,72 ± 0,23
		II	+6,85 ± 0,89	+7,51 ± 0,83
		III	+4,62 ± 0,97	+5,45 ± 0,75
		IV	−2,26 ± 1,04	−2,40 ± 1,18

По макрохетам меньше ожидаемого, по микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок больше ожидаемого, по стернитальным щетинкам эффект суммирования по обоим вариантам.

			dA	dB
14.	$\frac{Hw}{Hw}$ $\frac{arp}{arp}$	I	+1,71 ± 0,57	+4,90 ± 0,88
		II	+0,73 ± 0,99	+0,96 ± 0,78
		III	+2,44 ± 0,72	+4,55 ± 0,78
		IV	−8,10 ± 1,32	−8,82 ± 1,54

По макрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок получено больше ожидаемого по обоим вариантам суммирования, по-

микрохетам эффект суммирования, а по стернитальным щетинкам меньше ожидаемого по обоим вариантам.

			dA	dB
15.	$\frac{Hw}{+}\frac{Br}{+}\frac{arp}{arp}$	I	+1,09±0,78	+ 2,28±0,62
		II	+5,95±1,15	+ 7,04±1,49
		III	+7,04±1,03	+10,76±1,43
		IV	−3,18±1,56	− 5,07±1,76

По макрохетам суммирование по варианту A и превышение эффекта суммирования по варианту B. По микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок превышение эффекта суммирования подтверждено обоими вариантами. По стернитальным щетинкам суммирование по варианту A и варианту B.

			dA	dB
16.	$\frac{\dot{H}w}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp}$	I	+4,21±0,85	+ 6,31±0,65
		II	−2,61±1,14	− 0,98±1,63
		III	+1,60±1,24	+ 5,13±1,56
		IV	−10,80±1,73	−10,87±2,46

По макрохетам и стернитальным щетинкам превышение эффекта суммирования, по микрохетам суммирование подтверждено обоими вариантами ожидаемых чисел, по общему числу стерноплевральных щетинок эффект суммирования по варианту A и больше суммы по варианту B.

			dA	dB
17.	$\frac{h\ arp}{h\ arp}$ (рис. 10)	I	+ 0,3 ±0,43	+ 0,3 ±0,16
		II	+20,64±0,99	+23,78±0,90
		III	+20,94±1,03	+75,58±1,11

По макрохетам эффект суммирования, по микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок превышение эффекта суммирования подтверждено обоими вариантами.

			dA	dB
18.	$\frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$	I	+4,54±0,62	+ 6,54±0,39
		II	+4,74±1,18	+ 2,37±1,90
		III	+9,28±1,10	+11,76±2,20

По макрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок превышение эффекта суммирования подтверждено обоими вариантами, по микрохетам суммирование по варианту B и больше суммы по варианту A.

			dA	dB
19.	$\frac{Hw}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$ (рис. 11)	I	− 2,13±0,71	− 0,74±0,40
		II	+36,17±1,09	+37,54±1,35
		III	+34,04±1,09	+37,89±1,70

По макрохетам суммирование по варианту B и превышение эффекта суммирования по варианту A, по микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок превышение эффекта суммирования по обоим вариантам.

У мух $\frac{Hw}{+}\frac{h\ arp}{h\ arp}$ имеются мезоплевральные и шейные щетинки, а также щетинки крыла, характерные для $\frac{Hw}{+}\frac{h}{h}$, и, кроме того, появляется новая группа щетинок между стерноплевральными и шейными щетинками.

			dA	dB
20. $\frac{Hw}{+}$ $\frac{Br}{+}$ $\frac{h\ arp}{h\ arp}$	I		$+\ 3,73 \pm 0,86$	$+\ 6,90 \pm 0,74$
	II		$+25,05 \pm 1,48$	$+17,66 \pm 3,10$
	III		$+28,78 \pm 1,57$	$+26,52 \pm 1,90$

По всем группам щетинок превышение эффекта суммирования по обоим вариантам.

По последним 4 комбинациям стернитальные щетинки не подсчитывались.

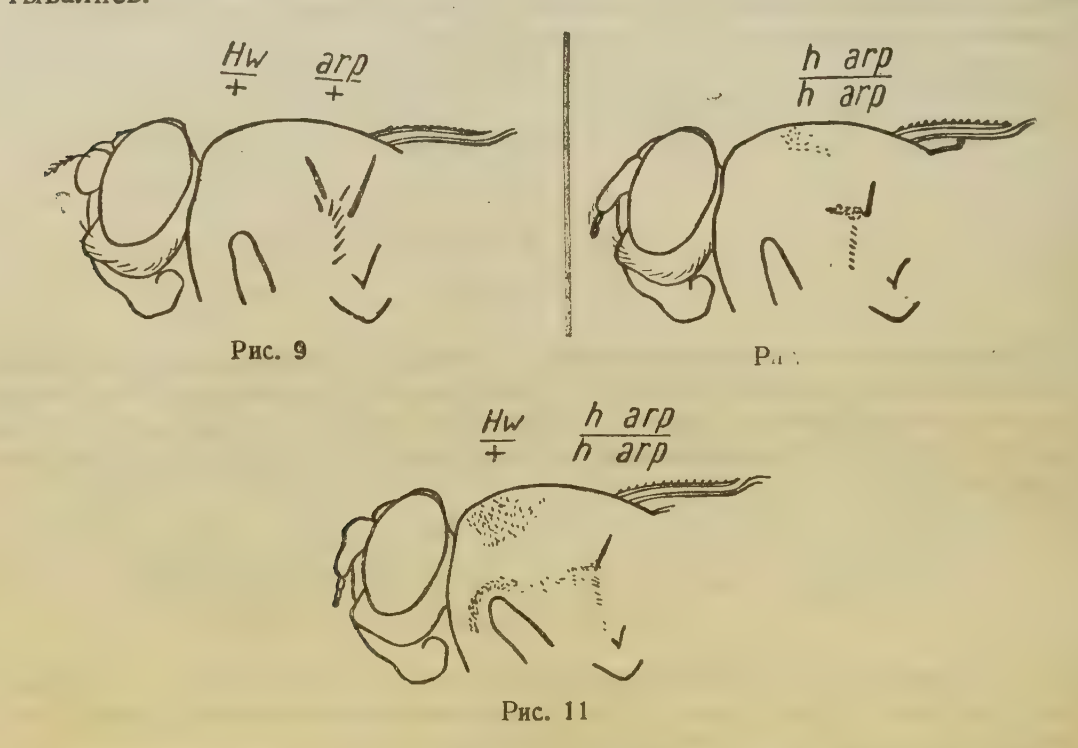


Рис. 9

Р[illegible]

Рис. 11

20 комбинаций, полученных по разным группам щетинок, дали в общем 76 случаев кооперации генов. Из них в 59 случаях наблюдалось одинаковое отношение полученного результата к числам, ожидаемым по обоим вариантам. Эти 59 случаев распределяются по типу кооперации в такой пропорции:

25 случаев	суммирования	42,37%
26 »	усиления действия генов	44,07%
8 »	ослабленного действия генов	13,56%

По отдельным группам щетинок пропорция такова (в процентах)

	Суммирования	Усиления	Ослабления
По макрохетам	43,75%	43,75%	12,50%
„ микрохетам	35,71%	50,00%	14,29%
„ общему числу стерноплевральных щетинок	30,77%	69,23%	6,67%
„ стернитальным щетинкам	56,25%	18,75%	25,0%

По макрохетам и микрохетам незначительное отклонение от общего распределения. Несколько иная пропорция по общему числу стерноплевральных щетинок и по стернитальным щетинкам.

Эти 59 случаев, подтвержденных одинаковым отношением полученного результата к ожидаемому по обоим вариантам суммирования действия генов, определяют характер распределения всех изученных нами комбинаций. Приобщение остальных 17 случаев незначительно изменило бы общую картину.

Если по этим 17 случаям основываться на сопоставлении с вариантом А, общее распределение будет таково: 44,74% суммирования, 40,78% усиления, 14,48% ослабления.

Если сопоставить с вариантом В, получится такая пропорция: 43,42% суммирования, 39.47% усиления, 17,11% ослабления.

С каким бы вариантом суммирования действия генов мы бы ни сопоставляли полученных нами данных, мы должны были бы по исследованным комбинациям генов обнаружить наличие всех трех форм кооперации: суммирования действия генов 42—44%, ослабленного действия 12—28% и усиленного действия генов 30—44%.

Изученные нами 76 случаев кооперации генов дают весьма убедительные доказательства невозможности сведения закономерностей кооперации генов к какому-нибудь единому основному правилу.

При анализе 59 случаев, показавших одинаковое отношение к обоим вариантам суммирования, превалирующим оказывается превышение эффекта суммирования; при анализе всех 76 случаев путем их сопоставления с вариантом А, или с вариантом В, обнаруживается превалирование эффекта суммирования.

Достаточно отбросить комбинации генов, в которые входит сочетание $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ и мы по случаям, вариантам, получим такую пропорцию: 49% суммирования, 35% превышения эффекта суммирования, 16% уменьшенного эфекта.

Если мы проведем анализ только по́ комбинациям генов $\frac{Hw}{+}, \frac{Br}{+}, \frac{h}{h}$, мы получим такое распределение: 71% суммирования, 23% превышения эффекта суммирования и 6% уменьшенного эффекта.

Всякое изменение в наборе кооперируемых генов может повлечь за собой новое распределение полученных комбинаций по их эффекту.

Отмеченная нами частота суммирования кажется нам во всех вариантах несколько преувеличенной. Вследствие значительной изменчивости признака, по которому велось исследование, в рубрику суммирования попали все случаи с малыми отклонениями, статистически не реальными. Действительное суммирование действия генов, вероятно, менее частое явление.

При рассмотрении средних чисел различных комбинаций генов в ряде случаев может, однако, представиться, что имеет место только суммирование действия генов. Подобный эффект дают и средние числа по 16 комбинациям генов.

По макрохетам в среднем получено 9,75 щетинок, ожидалось при простом суммировании 8,37 щетинок.

По макрохетам в среднем получено 24,30, ожидалось 23,55 щетинок. По стернитальным щетинкам получено 43,0, ожидалось 44,35 щетинок.

Полученный результат очень близок к тому, что должно было бы дать арифметическое суммирование действия генов. Имеющиеся небольшие отклонения могли бы оказаться реальными только при под-

Таблица 4. Подсчет X^2 и соответствующих P (g) по исследованным комбинациям генов

№	Название комбинации	Макрохеты		Микрохеты		Общее число стерноплевральных щетинок		Стернитальные щетинки	
		A	B	A	B	A	B	A	B
1	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Er}{+}$	0,0284	0,0267	0,0124	0,0054	0,1290	0,0115	0,0015	0,0006
2	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}$	0,1427	0,2606	0,1774	0,3888	0,0109	0,5283	0,1516	0,0070
3	$\frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}$	0,0104	0,0294	0,0296	1,4940	0,5643	1,0732	0,1349	0,1139
4	$\frac{Hw}{+}\ \frac{h}{h}$	1,1473	2,2473	0,1204	0,7209	0,0221	0,1832	0,1613	0,7473
5	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{h}{h}$	0,0048	0,2269	0,5467	0,8000	0,3658	1,5621	2,7508	0,3883
6	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Er}{+}\ \frac{h}{h}$	0,3142	0,0280	1,3129	1,4[illegible]34	1,6163	1,4185	0,6778	0,7841
7	$\frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}$	0,2922	0,8471	0,3189	0,0150	0,0366	0,3701	0,0508	0,0433
8	$\frac{Hw}{+}\ \frac{arp}{+}$	0,7056	0,4059	0,4385	0,9490	0,0052	0,2500	0,00[illegible]2	0,0015
9	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{arp}{+}$	0,0583	0,6758	0,0295	0,0576	0,0014	0,2400	0,0641	0,1278
10	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}$	0,0497	1,4635	1,0028	2,7127	0,3961	1,7700	0,4445	0,0212

11	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{+}$	0,2900	0,0367	0,1133	1,0073	1,3939	3,1234	1,9700	1,7874
12	$\frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp}$	2,2994	1,0308	4,5845	3,1429	1,4057	0,7179	0,3646	0,1547
13	$\frac{Hw}{+}\ \frac{arp}{arp}$	1,1225	0,1775	3,1989	4,0028	1,1175	2,4101	0,1367	0,1547
14	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{arp}{arp}$	0,3580	6,0939	0,6390	0,0826	0,2978	1,2109	1,2671	1,4818
15	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp}$	0,1461	0,4177	1,4623	2,1437	1,5325	4,0010	0,2408	0,5857
16	$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{arp}{arp}$	1,6365	4,0033	0,2969	0,0461	0,0759	0,8846	2,3421	2,3693
17	$\frac{h\ arp}{h\ arp}$	0,0529	0,1673	16,1978	26,4700	15,6602	27,5825	—	—
18	$\frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$	3,9096	12,5793	0,5934	0,1732	2,0882	3,5680	—	—
19	$\frac{Hw}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$	1,0971	0,2000	44,2415	50,2944	29,9066	45,8666	—	—
20	$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$	1,7781	10,2272	16,2215	8,3444	17,3522	14,2891		
		17,4538	417469	81,5382	104,2826	73,5832	111,0190	—	—
	По таблице Фишера P (g) →	0,50—0,70	0,05—0,10	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01		
	По первым 16 комбинациям кроме несущих сочетание	10,6161	17,8731	13,6840	18,9972	8,9710	19,7125	10,7594	8,9000
	$\frac{h\ arp}{h\ arp}$ P (g) →	0,80—0,90	0,30—0,50	0,50—0,7	0,29—0,30	0,90—0,95	0,20—0,30	0,80—0,90	0,90—0,95

счете щетинок у большого количества мух, но и в этом случае они не дали бы представления о действительных отклонениях от эффекта суммирования по различным комбинациям.

Это подтверждается также анализом полученных данных методом X^2. В табл. 4 даны значения $\left(\frac{f - f^1}{f^1}\right)^2$ по всем изученным нами комбинациями генов и подсчитаны X^2 и соответствующие им P (g). По макрохетам и общему числу стерновлевральных щетинок по обоим вариантам суммирования X^2 столь велико, что соответствующие им P (g) значительно меньше 0,01. Это свидетельствует о неприемлемости гипотезы суммирования действия генов для рассмотренных комбинаций. Только по макрохетам P (g) выше 0,50 и ниже 0,70 для варианта A и находится между 0,1 и 0,05 для варианта B. Таковы итоги подсчета по всем 20 комбинациям.

Однако совершенно иная картина представляется по первым 16 комбинациям (кроме комбинаций, несущих $\frac{h\ arp}{h\ arp}$). Гипотеза суммирования действия генов оказывается приемлемой по всем группам щетинок, при этом наиболее приемлем вариант A по макрохетам, микрохетам и общему числу стерноплевральных щетинок; P (g) → 0,80—0,90; 0,50—0,70; 0,90—0,95. По стернитальным щетинкам показано несколько большее соответствие суммирования действия генов по схеме B. P (g) → 0,90—0,95.

При анализе средних чисел ряда различных комбинаций генов во многих случаях приемлемой оказывается схема арифметического суммирования действия генов. Однако изучение отдельных комбинаций выявляет значительное преобладание отклонений от эффекта суммирования. Характер и степень этих отклонений зависят от набора комбинируемых генов. В одном случае может встретиться исключительно эффект ослабленного действия генов (все комбинации Hw, Br, h с генами $\frac{arp}{+}$ и $\frac{arp}{arp}$ по стернитальным щетинкам), в другом — эффект усиленного действия генов $\left(\text{все комбинации с } \frac{h\ \ arp}{h\ \ arp}\right)$. Иной раз представится случай простого суммирования $\left(\frac{Hw\ \ Br\ \ se}{+\ \ +\ \ se}\right)$ по всем группам щетинок, но в общем для кооперации различных генов характерно не суммирование действия генов, а противоположно направленные отклонения от эффекта суммирования.

КАЧЕСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ КООПЕРАЦИИ ГЕНОВ

Распределение полученных комбинаций генов соответственно их отношению к эффекту суммирования дает лишь общее представление о характере кооперации исследованных генов. Последовательное рассмотрение отдельных сочетаний генов, изучение действия каждого гена в различных сочетаниях до некоторой степени выявляет специфичность связей каждого гена с другими генами. Особый интерес представляют те случаи, когда с переходом гена на новую основу меняется характер его проявления, обнаруживаются качественные изменения его влияния на признак.

Остановимся на этих явлениях.

ДОМИНИРОВАНИЕ. Ген Hw на фоне $\frac{se}{se}$ (в сочетании $\frac{Hw}{+}\,\frac{se}{se}$) проявляет промежуточное доминирование по стерноплевральным макрохетам ($\frac{Hw}{+} \rightarrow +2{,}43$; $\frac{Hw}{Hw} + 5{,}13$), по стернитальным щетинкам ($\frac{Hw}{+} + 3{,}97$, $\frac{Hw}{Hw} + 9{,}78$) и по числу мезоплевральных щетинок, щетинок крыла и шейных щетинок.

На фоне гена h (в сочетании $\frac{Hw}{+}\,\frac{h}{h}$) ген Hw обнаруживает полное доминирование по группе стерноплевральных макрохет

$$\left(\frac{Hw}{+} \rightarrow +5{,}35; \frac{Hw}{Hw} \rightarrow +5{,}35\right).$$

На фоне гена arp ((в сочетаниях $\frac{Hw}{+}\,\frac{arp}{+}$, $\frac{Hw}{Hw}\,\frac{arp}{arp}$, $\frac{Hw}{+}\,\frac{h}{h}\,\frac{arp}{arp}$) ген Hw в гетерозиготном состоянии никакого влияния на стерноплевральные макрохеты не оказывает, но его влияние на эту группу щетинок восстанавливается, когда Hw в указанных сочетаниях вместо гетерозиготного оказывается гомозиготным.

$$\frac{Hw}{+} \rightarrow 0; \quad \frac{Hw}{Hw} \rightarrow +5{,}86; \frac{Hw}{Hw} + 6{,}84.$$

На фоне $\frac{arp}{+}$ ослаблено влияние гетерозиготного $\frac{Hw}{+}$ на мезоплевральные и шейные щетинки, а также на щетинки крыла, а на фоне $\frac{arp}{arp}$ совершенно незаметно влияние гетерозиготного Hw на эти щетинки. Однако комбинации $\frac{Hw}{Hw}\,\frac{arp}{+}$ и $\frac{Hw}{Hw}\,\frac{arp}{arp}$ дают снова характерные для Hw мезоплевральные, шейные щетинки и щетинки крыла.

Ген Hw, следовательно, на фоне $\frac{arp}{+}$ и $\frac{arp}{arp}$ становится рецессивным по макрохетам, мезоплевральным щетинкам и щетинкам крыла.

По стернитальным щетинкам Hw на фоне $\frac{arp}{arp}$ становится полностью доминантным $\frac{Hw}{+} + 1{,}72$; $\frac{Hw}{Hw} + 1{,}68$.

Таким образом, ген Hw по стерноплевральным макрохетам проявляет промежуточное доминирование на фоне $\frac{se}{se}$, полное доминирование на фоне $\frac{h}{h}$ и рецессивен на фоне $\frac{arp}{+}$ и $\frac{arp}{arp}$; по мезоплевральным и шейным щетинкам крыла он показывает промежуточное доминирование на фоне $\frac{se}{se}$ и рецессивен на фоне $\frac{arp}{arp}$, по

сернитальным щетинкам Hw проявляет промежуточное доминирование на фоне $\frac{se}{se}$ и полное доминирование на фоне $\frac{arp}{arp}$. Мы имеем здесь ряд резких переходов в доминировании одного и того же гена, причем по отдельным группам щетинок эти переходы различны по своему направлению. Разницы между сопоставляемыми величинами во всех рассмотренных случаях перехода от одной формы проявления гена к другой вполне реальны.

Эпистаз. Отмеченные нами явления резкого изменения доминирования гена Hw по стерноплевральным макрохетам, мезоплевральным шейным щетинкам и щетинкам крыла под влиянием гена arp могут быть рассмотрены так же, как преодоление эпистаза гена arp над Hw по означенным группам щетинок.

Будучи полностью эпистатичен по отношению $\frac{Hw}{+}$ по этим щетинкам, ген arp никакого эпистаза не проявляет в отношении $\frac{Hw}{Hw}$.

Гомозиготный Hw полностью преодолевает эпистаз гена arp.

Проявляя эпистаз в отношении $\frac{Hw}{+}$ по стерноплевральным макрохетам, ген arp обусловливает значительное усиление влияния Hw на микрохеты. Число стерноплевральных микрохет, которое Hw дает на фоне $\frac{arp}{arp}$, почти вдвое больше всего числа стерноплевральных щетинок макро-и микрохет которое Hw дает на основе $\frac{se}{se}$ (9,92 : 5,52). В то же время $\frac{arp}{arp}$ резко эпистатичен в отношении гена Br по стерноплевральным микрохетам. На фоне $\frac{se}{se}$ ген Br дает 9,54 микро хеты; на фоне $\frac{arp}{arp}$ ген Br редуцирует 0,22 микрохеты.

Однако в комбинации $\frac{Hw}{+}\frac{Br}{+}\frac{arp}{arp}$ ген Br снова обнаруживает сильное влияние на микрохеты. Ген Hw способствует полному преодолению эпистаза $\frac{arp}{arp}$ над Br.

Эпистаз гена, следовательно, может быть подвергнут значительному изменению, вплоть до полного подавления, под влиянием других генов или в результате перехода гена, над которым эпистаз проявляется, из гетерозиготного состояния в гомозиготное.

НАПРАВЛЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ ГЕНА

В табл. 5—10 показано действие каждого исследованного нами гена в различных сочетаниях с другими генами по отдельным группам щетинок. Эти таблицы иллюстрируют крайнюю изменчивость влияния каждого гена на число щетинок.

Таблица 5. Действие $\frac{Hw}{+}$ на фоне различных генов

На какой основе	I		II		III		IV	
	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	+2,43	+46	+ 3,09	+21	+ 5,52	+27	+3,98	+20
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	+3,35	+107	+ 1,11	+ 3	+ 6,46	+19	+9,13	+25
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{+}$	+0,30	+7	+ 5,60	+56	+ 5,90	+42	+3,90	+ 9
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{arp}$	+0,20	+10	+ 9,94	+86	+10,14	+75	+1,72	+ 4
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$	—0,0	—	+18,62	+40	+18,62	+38	—	—
$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$	+3,0	+33	+ 4,76	+20	+ 7,76	+23	+3,71	+10

I — стерноплевральные макрохеты, II — стерноплевральные микрохеты, III — общее число стерноплевральных щетинок, IV — стернитальные щетинки.

Таблица 6. Действие $\frac{Hw}{Hw}$ на фоне различных генов

На какой основе	I		II		III		IV	
	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	+5,13	+ 97	+1,33	+ 9	+6,46	+32	+ 9,78	+25
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	+5,35	+107	—2,77	— 9	+2,58	+ 8	+13,34	+37
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{+}$	+5,86	+147	+0,75	+ 7	+6,61	+47	+ 7,84	+17
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{arp}$	+6,84	+342	+2,06	+18	+8,40	+66	+ 1,53	+4
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$	—	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$	+6,60	+ 73	+0,80	— 3	+5,80	+15	+9,42	+25

I — стерноплевральные макрохеты, II — стерноплевральные микрохеты, III — общее число стерноплевральных щетинок, IV — стернитальные щетинки

Таблица 7. Действие $\frac{Br}{+}$ на фоне различных генов

На какой основе	I		II		III		IV	
	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{se}{se}$	+3,70	+70	+ 9,54	+65	+13,24	+66	—1,98	— 5
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	+4,00	—80	+10,61	+35	+14,88	+14	—1,80	— 5
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{+}$	+5,20	+130	+ 7,04	+70	+12,24	+87	—3,40	— 8
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{arp}$	+7,32	+366	+ 0,22	—2	+ 7,10	+52	—5,80	—15
$\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	+4,27	+54	+11,21	+62	+15,48	+60	—2,25	— 5
$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	+5,17	+50	+ 7,41	+46	+12,52	+48	—2,34	— 5

I — стерноплевральные макрохеты, II — стерноплевральные микрохеты, III — общее число стерноплевральных щетинок, IV — стернитальные щетинки.

Таблица 8. Действие гена $\frac{h}{h}$ на фоне различных генов

На какой основе	I		II		III		IV	
	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	—0,3	—6	+14,72	+100	+14,42	+ 72	—2,70	— 7
$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$	—0,0	0	+15,79	+ 65	+16,06	+ 48	—2,92	— 8
$\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	+2,62	+34	+12,74	+ 71	+15,36	+ 60	+2,45	+16
$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	—0,08	—1	+10,62	+ 66	+10,54	+ 40	+0,86	+ 2
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{arp}{arp}$	—0,00	0	+35,36	+311	+35,36	+260	—	—

I — стерноплевральные макрохеты, II — стерноплевральные микрохеты, III — общее число стерноплевральных щетинок, IV — стернитальные щетинки.

Таблица 9. Действие $\frac{arp}{+}$ на фоне различных генов

На какой основе	I		II		III		IV	
	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	—1,30	—25	—4,64	—32	—5,94	—30	+2,44	+ 6
$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$	+0,20	+ 2	—7,14	—29	—6,94	—21	+1,02	+ 3
$\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	—3,43	—44	—2,13	—12	—5,56	—22	—2,36	+ 5
$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	+0,57	+ 5	—5,22	—33	—5,79	—22	+0,50	+ 1
$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$	—2,58	—22	1,54	— 5	—4,22	—10	+1,33	— 3
$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$	+2,65	+17	—1,07	— 5	+1,58	+ 4	—6,62	—14

I — стерноплевральные макрохеты, II — стерноплевральные микрохеты, III — общее число стерноплевральных щетинок, IV — стернитальные щетинки.

Таблица 10. Действие $\frac{arp}{arp}$ на фоне различных генов

На какой основе	I		II		III		IV	
	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%	число щетинок	%
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	—3,30	—62	— 3,12	—21	— 6,42	—32	—2,78	+ 7
$\frac{+}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$	+0,32	+ 3	—12,88	—53	— 2,56	—35	—1,04	— 3
$\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	—5,53	—72	+ 3,73	+21	— 1,80	— 7	+0,52	+ 1
$\frac{Hw}{Hw}\ \frac{+}{+}\ \frac{+}{+}$	—1,59	—15	— 2,39	—15	— 3,98	—15	—5,32	—11
$\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{+}{+}$	—2,78	—23	+ 1,16	+ 4	— 1,62	— 4	—2,13	— 5
$\frac{+}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$	—0,56	— 3	— 3,60	—15	— 4,16	—11	—7,66	—17
	—3,00	—60	+17,52	+60	+14,52	+42	—	—

I — стерноплевральные макрохеты, II — стерноплевральные микрохеты, III — общее число стерноплевральных щетинок, IV — стернитальные щетинки.

Пределы этой изменчивости для отдельных генов:

	По макрохетам в %	По микрохетам в %
$\frac{Hw}{+}$	$+3 \rightarrow -72$	$+21 \rightarrow -53$
$\frac{Hw}{Hw}$	$+97 \rightarrow +342$	$-9 \rightarrow +18$
$\frac{Br}{+}$	$+70 \rightarrow +397$	$-2 \rightarrow +70$
$\frac{h}{h}$	$+34 \rightarrow -6$	$+65 \rightarrow +100$
$\frac{arp}{+}$	$+17 \rightarrow +44$	$-5 \rightarrow -33$
$\frac{arp}{arp}$	$+3 \rightarrow -72$	$+21 \rightarrow -53$

В ряде случаев при переходе гена из одной комбинации в другую резко меняется направление его действия на признак. Усилитель становится ослабителем, ослабитель — усилителем.

Ген Br, дающий на фоне $\frac{se}{se}$ 9,54 микрохеты, на фоне $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ редуцирует 6,36 микрохеты.

$\frac{Hw}{Hw}$ на фоне $\frac{se}{se}$ дает 1,33 микрохеты, а на фоне $\frac{h}{h}$ редуцирует 2,77 микрохеты.

$\frac{arp}{arp}$ на фоне $\frac{Br}{+}$ редуцирует 12,88 микрохет, а на фоне $\frac{Hw}{+}$ дает добавочных 3,73 микрохеты.

$\frac{arp}{arp}$ на фоне $\frac{+}{+}\frac{+}{+}\frac{+}{+}$ редуцирует 3,12 микрохеты, а на фоне $\frac{+}{+}\frac{+}{+}\frac{h}{h}$ 17,52 микрохеты.

Последний случай наиболее интересен, но он требует некоторой оговорки. Комбинация $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ получена в результате кроссинговера между хромосомой, несущей ген h, и хромосомой с геном arp. Поэтому может возникнуть сомнение в правильности сопоставления эффекта $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ с индивидуальным действием этих генов в разных хромосомах. Проведенное для других целей исследование отдельных отрезков хромосомы, несущих гены h и arp, показало, что влияние этих хромосом на число стерноплевральных щетинок, главным образом, определяется действием сильных генов h и arp. Это дает основание для сравнения эффекта $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ с индивидуальным действием $\frac{h}{h}$ и $\frac{arp}{arp}$.

Приведенные факты свидетельствуют об условности понятия усилитель—ослабитель. В каком направлении тот или иной ген будет влиять на определенный признак, повидимому, определяется не только качествами данного гена, но и свойствами остальных генов, в сочетании с которыми данный ген действует.

ДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ НА ОТДЕЛЬНЫЕ ГРУППЫ СТЕРНОПЛЕВРАЛЬНЫХ ЩЕТИНОК И ИХ ОБЩЕЕ ЧИСЛО

Характерным для каждого исследованного нами гена является

изменение его влияния на отдельные группы щетинок при переходе его из одной комбинации в другую.

Действие генов Hw и Br на общее число стерноплевральных щетинок почти не изменяется при переходе каждого из этих генов из сочетания с $\frac{se}{se}$ в сочетание с $\frac{h}{h}$, а затем в сочетание с $\frac{arp}{+}$

На фоне $\frac{se}{se}$	Br дает 13,24 щетинок,	а Hw	5,52 щетинок
„ „ $\frac{h}{h}$	„ „ 14,88 „	„ „	5,46 „
„ „ $\frac{arp}{+}$	„ „ 12,24 „	„ „	5,90 „

Это создает представление о некотором сходстве в характере проявления этих генов в различных комбинациях.

Между тем по отдельным группам щетинок наблюдаются значительные изменения при этих переходах генов $\frac{Br}{+}$ и $\frac{Hw}{+}$ с одной основы на другую.

На фоне $\frac{se}{se}$ ген $\frac{Br}{+}$ дает	3,7 макрохеты,	9,54 микрохеты,	а Hw — 2,43 макрохеты,	3,09 микрохеты.
„ „ $\frac{h}{h}$ „ „	4,0 „	8,0 „	„ „ 5,35 „	1,11 „
„ „ $\frac{arp}{+}$ „ „	5,2 „	7,04 „	„ „ 0,30 „	5,06 „

Противоположные резкие изменения влияния Hw и Br на отдельные группы щетинок свидетельствуют о резком различии между отношениями этих генов к другим генам. По общему количеству стерноплевральных щетинок эти различия обнаруживаются лишь при сопоставлении действия Hw и Br на фоне $\frac{se}{se}$; $\frac{arp}{arp}$ и $\frac{h\ arp}{h\ arp}$.

На фоне $\frac{se}{se}$ ген $\frac{Br}{}$	дает 13,24 щетинок,	а $\frac{Hw}{+}$ — 5,52 щетинок
„ $\frac{arp}{arp}$ „ Br	„ 7,10 „	„ $\frac{Hw}{+}$ — 10,14 „
„ „ $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ „ Br	„ 1,58 „	„ $\frac{Hw}{+}$ — 18,62 „

При переходе Hw и Br с основы $\frac{+}{+}\frac{+}{+}\frac{se}{se}$ на основу $\frac{+}{+}\frac{+}{+}\frac{h}{h}$, а затем на основу $\frac{+}{+}\frac{+}{+}\frac{arp}{+}$ изменяется только распределение щетинок, обусловливаемое этими генами. Но тенденции, обнаруживаемые в этом распределении, в определенных комбинациях генов дают эффект резкого изменения общего количества щетинок.

Наметившееся на фоне $\frac{arp}{+}$ ослабление влияния Br на микрохеты становится еще более значительным на основе $\frac{arp}{arp}$ и $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ и приводит к резкому ослаблению влияния Br на общее число стерноплевральных щетинок. В отношении Hw наблюдается обратное явление.

При переходе Hw на основу $\frac{arp}{+}$ увеличивается число микрохет за счет макрохет, и при переходе на основу $\frac{arp}{arp}$ и $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ наблюдается дальнейшее значительное усиление влияния Hw на микрохеты, а в связи с этим и на общее число стерноплевральных щетинок.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ КООПЕРАЦИИ ГЕНОВ НА РАЗНЫХ ОСНОВАХ

Не только действие отдельных генов изменяется при переходе из одного генотипа в другой, но и эффективность кооперации генов может быть различна на разных основах.

В качестве примера приведем эффективность кооперации генов Hw и Br при комбинировании этих генов с разными другими. Нами вычислены индивидуальное действие генов Hw и Br и эффект комбинации $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}$ на основе $\frac{se}{se}$; $\frac{h}{h}$; $\frac{arp}{+}$; $\frac{arp}{arp}$; $\frac{h\ arp}{h\ arp}$ и затем определено отношение эффекта комбинации $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}$ к эфекту суммирования индивидуального действия отдельных генов на разных основах.

В табл. 11 представлено изменение эффективности сочетания $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}$ под влиянием различных генов. Эффективность кооперации генов $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}$ резко меняется при переходе с одной основы на другую, с каким бы вариантом суммирования ни сопоставляли полученных данных. Отклонения от варианта A наблюдаются в пределах + 13 → + 88 %, а от варианта B в пределах — 2% → + 95%.

Таблица 11. Влияние $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}$ на число стерноплевральных микрохет на фоне различных генов

На основе какого гена	Полученный эффект	Ожидаемый по варианту A	Отклонение в %	Ожидаемый по варианту B	Отклонение в %
$\frac{se}{se}$	14,30	12,63	+ 13	14,63	— 2
$\frac{h}{h}$	20,06	11,72	+ 71	12,21	+ 64
$\frac{arp}{+}$	17,40	12,60	+ 41	16,61	+ 5
$\frac{arp}{arp}$	18,58	9,88	+ 88	9,52	+ 95
$\frac{h\ arp}{h\ arp}$	17,06	13,26	+ 29	9,44	+ 81

Другой характерный пример—это образование новой группы щетинок между стерноплевральными и шейными щетинками у мух $\frac{Hw}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$.

Ни одно из трех возможных между этими генами парных сочетаний $\frac{Hw}{+}\frac{arp}{arp}$, $\frac{Hw}{+}\frac{h}{h}$, $\frac{h}{h}\frac{arp}{arp}$ не дает щетинок на этом участке.

Появление этих щетинок возможно только у мух, обладающих тройной комбинацией этих генов. Каждое парное сочетание этих генов в данном случае показывает резкое изменение эффективности их сотрудничества, когда оно переходит на основу третьего гена, благоприятствующего в тройной комбинации появлению новой группы щетинок.

Характер и степень взаимодействия между процессами, определяемыми какой-нибудь парой генов, обусловлены, следовательно, действием других генов, на фоне которых они проявляются. Эффективность кооперации генов специфична для каждого генотипа. Изменение генотипа может дать совершенно неожиданное изменение эффективности кооперации генов, действующих на его основе.

СИСТЕМА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В МНОГОГЕННЫХ КОМБИНАЦИЯХ

Сопоставление действия отдельных генов в различных комбинациях выявило специфичность связей каждого гена с другими генами. Гены Hw и Br обнаруживают резко противоположные изменения их влияния на отдельные группы щетинок при переходе с основы $\frac{se}{se}$ на основу $\frac{arp}{arp}$. Hw теряет всякое влияние на макрохеты, а Br дает увеличенное число макрохет, Hw обнаруживает усиленное влияние на микрохеты, а влияние Br на микрохеты совершенно подавлено. Оба эти гена чрезвычайно резко отличаются от гена arp по характеру их связей с другими генами. В отношении изменения эффективности при переходе с одной основы на другую значительно отличаются $\frac{Hw}{+}$ от $\frac{Hw}{Hw}$, $\frac{arp}{+}$ от $\frac{arp}{arp}$.

Специфичность каждого гена наиболее четко выявляется при рассмотрении парных комбинаций определенного гена с другими генами, но она не исчезает в многогенных комбинациях. Эффект комбинации большого числа генов — результат сложного переплетения специфических связей между отдельными генами, сочетания определяемых ими различных форм и степеней взаимодействия.

Характер этого сложного взаимодействия в большей или меньшей степени изменяется при каждом изменении числа кооперируемых генов. Происходит передвижка доминирования какого-нибудь гена, частично или полностью подавляется эпистаз другого гена, усилитель превращается в ослабителя, а ослабитель в усилителя. Происходит передвижка порогов отдельных генов, и в связи с этим изменяются характер и сила их влияния на признак. В комбинации $\frac{Hw}{+}\frac{Br}{+}\frac{arp}{arp}$ так же, как и в комбинации $\frac{Hw}{+}\frac{arp}{arp}$, ген arp по макрохетам проявляет эпистаз по отношению к Hw, а по микрохетам, повидимому, проявляет такое же значительное усиление действия Hw и ослабление действия Br, как в парных сочетаниях с этими генами.

По этому $\frac{Hw}{+}\frac{Br}{+}\frac{arp}{arp}$ и дает столько же микрохет, сколько $\frac{Hw}{+}\frac{Br}{+}\frac{se}{se}$. Подобным же образом резко выявлено действие специ-

фичных связей $\frac{Hw}{+}$ с $\frac{Br}{+}$; $\frac{Hw}{+}$ с $\frac{h}{h}$ и $\frac{Br}{+}$ с $\frac{h}{h}$ в сочетаниях $\frac{Hw}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$ и $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$.

Наряду с возникновением или исчезновением возможностей, определяемых связями между отдельными генами, в результате изменения набора кооперируемых генов, в отдельных случаях четко выявляются возможности, обусловленные определенным многогенным сочетанием. Сопоставление эффекта парных сочетаний $\frac{Hw}{+}$ с $\frac{Br}{+}$; $\frac{Hw}{+}$ с $\frac{h}{h}$ и $\frac{Br}{+}$ с $\frac{h}{h}$ с действием отдельных генов на разных основах показало, что эффективность парного сочетания меняется в зависимости от того, на основе какого третьего гена эти гены действуют. Особенно показательно отмеченное нами появление у мух, несущих комбинации генов $\frac{Hw}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp}$ новой группы щетинок, которых не дает ни одна парная комбинация этих генов. Тройная комбинация генов на основе индивидуального качества отдельных генов дает новый эффект, характерный для данного сочетания генов.

Действие каждого гена на фоне той или иной комбинации генов отражает специфичность сочетания с отдельными генами данной комбинации, с отдельными группами генов. Оно представляет итог обусловливаемого данным геном изменения в сложной системе взаимодействия процессов, ведущих к признаку.

Нам представляется поэтому, что положение о постепенном уменьшении эффективности каждого добавочного гена, выдвигаемое Расмуссоном, совершенно неприменимо к кооперации различных генов, действующих на определенный признак. Изменение в числе различных генов не сводится к передвижке признака по определенным образом направленной кривой. Оно во многих случаях может повлечь за собой изменение характера кривой развития признака, ее формы и направления. Каждый новый ген обусловливает большую или меньшую перестройку всей системы реакции, ведущих к определенному признаку. Появление добавочного гена в генотипе означает возникновение в нем нового, качественно отличного от бывшего в нем до этого сочетания генов. Это изменение может в одном случае показать эффект чрезвычайно слабой реализации действия гена, а в другом очень высокой его реализации. Совершенно не обязательно, чтобы увеличение числа различных генов всегда сопровождалось уменьшением эффективности каждого нового гена. Не исключена возможность, что по какому-нибудь гену или нескольким генам получится эффект, значительно превосходящий действие этих генов на более низком уровне развития признака. Среди полученных нами комбинаций генов были и такие, которые показали уменьшение эффективности добавочного гена. Но наряду с ними отмечен ряд случаев взаимного благоприятствования отдельных генов. В табл. 12 приведено несколько таких примеров. С увеличением числа генов значительно повышалась эффективность каждого добавочного гена в отношении стерноплевральных микрохет. Одновременно обнаруживался исключительный эффект некоторых сочетаний этих же генов на других участках тела мухи $\left(\frac{Hw}{+}\ \frac{h\ arp}{h\ arp};\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+};\ \frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}\ \frac{h}{h}\right)$. Один и тот же ген может

Таблица 12. Некоторые примеры постепенного повышения эффективности добавочного гена

На какой основе действовал добавочный ген.		Добавочный ген	Влияние добавочного гена	
генотип	число щетинок		число щетинок	изменение признака в %
$\frac{+}{+}\frac{+}{+}\frac{h}{h}$	29,42	$\frac{arp}{arp}$	17,52	60
$\frac{Hw}{+}\frac{+}{+}\frac{h}{h}$	30,53	»	35,03	115
$\frac{+}{+}\frac{+}{+}\frac{se}{se}$	14,70	$\frac{Br}{+}$	9,54	67
$\frac{Hw}{+}\frac{+}{+}\frac{se}{se}$	17,79	»	11,21	63
$\frac{Hw}{+}\frac{+}{+}\frac{h}{h}$	30,53	»	18,85	62
$\frac{+}{+}\frac{+}{+}\frac{h}{h}$	29,42	$\frac{Hw}{+}$	1,11	4
$\frac{+}{+}\frac{Br}{+}\frac{h}{h}$	40,03	»	9,45	21
$\frac{++}{+}\frac{Br}{+}\frac{h\ arp}{h\ arp}$	40,58	»	23,40	58

в определенном генотипе на фоне большого числа генов оказаться исключительно эффективным, а в другом генотипе на основе малого числа генов проявить очень слабое действие или никакого действия не обнаружить.

$\frac{Br}{+}$ на основе $\frac{Hw}{+}\ \frac{+}{+}\ \frac{h}{h}$ дает + 18,95 микрохет (+63%)

» » » $\frac{+}{+}\ \frac{+\ arp}{+\ arp}$ » — 0,22 » (—2%)

Эффективность проявления гена определяется не числом и силой действия генов, на фоне которых он проявляется, а качественными особенностями его сочетания с этими генами. Поэтому при помощи кооперации небольшого числа различных генов в ряде случаев может быть достигнуто резкое изменение признака, значительно превышающее то, что могли бы дать эти гены при суммировании их индивидуального действия.

Выводы

1. Изучение 20 различных комбинаций генов Hw, Br, h и arp по стерноплевральным макро- и микрохетам и стернитальным щетинкам у D. melanogaster выявило наличие всех трех возможных форм кооперации: независимого действия отдельных генов, взаимного усиления и взаимного ослабления. Превалируют последние две формы (около 60%). Наиболее часто взаимное усиление генов (около 45%).

2. По некоторым комбинациям генов $\frac{Hw}{+}\ \frac{h}{h}$; $\frac{Hw}{Hw}\ \frac{h}{h}$; $\frac{Hw}{+}\ \frac{Br}{+}$ отмечено появление больших групп щетинок на других участках тела, во много раз превосходящих то, что должно было быть при арифметическом или геометрическом суммировании действия генов.

3. Распределение исследованных комбинаций генов по их эффекту обусловлено набором комбинируемых генов и значительно варьирует при изменении ассортимента исследуемых генов. В связи с этим нет основания выдвигать какое-нибудь основное правило кооперации генов на основе эксперимента с несколькими генами.

4. Средний эффект кооперации генов, определенный по большому числу различных комбинаций, вследствие сбалансирования противоположно направленных отклонений, очень близок к эффекту простого суммирования действия отдельных генов.

5. Для расчета по средним числам ряда различных комбинаций генов реальна обычно применимая в селекции схема арифметического суммирования действия генов. Индивидуальный анализ этих же комбинаций обнаруживает, однако, что для эффекта подавляющего большинства этих комбинаций характерно не суммирование, а различные отклонения от эффекта суммирования.

6. Изучение действия каждого исследованного гена и отдельных сочетаний генов в различных комбинациях выявило ряд случаев передвижки доминирования, подавления эпистаза, превращения усилителя в ослабитель и ослабителя в усилитель и изменения эффективности кооперации генов при переходе их с одной основы на другую.

7. Эффект многогенных комбинаций отражает переплетение специфичных связей отдельных генов, сочетание различных форм взаимодействия. По мере изменения числа кооперирующих генов появляются новые связи между отдельн ыми генами, обусловливающие характерное для них качественное изменение условий формирования признака и возникновение новых возможностей для его развития.

8. Эффективность гена определяется не числом и силой действия генов, на основе которых он проявляется, а качественными особенностями его связей с отдельными генами и всей совокупностью их.

9. При помощи кооперации различных генов на любой ступени развития признака, независимо от числа генов, на основе которых данные гены комбинируются, может быть достигнуто резкое изменение признака, значительно превосходящее суммарный эффект этих генов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bridges C. 1922. The origin of variation in sexual and sex limited characters. Amer. naturalist, 56.—2. Warren C. 1924. Inheritance of egg size in D. melanogaster, Genetics, 9, 46—69.—3. Plunket G. 1926. The interaction of genetic and environmental factors in development. J. of experimental Zoology, V. 4, 181—244.—4. Stern G. 1929. Über die additive Wirkung multipler Allele., Biol. Zentralblatt, 49: 261 290.—5. Рокицкий П. Ф. О взаимодействии генов, Журнал экспериментальной биологии, т. 5, вып. 3—4, 1929.—6. Hersh A. H. 1929. The effect of different sections of the X-chromosome upon Bar eye in D. melanogaster, Amer. Naturalist, LXIII, № 687.—7. Филипченко Ю. А., Генетика мягких пшениц, 1931—8. Lebedeff G. 1932. Interaction of ruffled and rounded genes of Dr. virilis, Proceed. Nat. Acad. Sciences, V. 18, № 5.—9. Mangelsdorf and Fraps 1931. A direct quantitative relationship between vitamin A in corn and the number of genes for yellow pigmentation. Sciences, 73: 241—242.—10. E. Grew and R. Lamy 1932. A case of conditioned dominance in Dr. obscura. Genetics, V. 26.—11. Landauer W. 1933. A gene modifying frizzling in the fowl, J. Hereditas, 24.—12. Rasmusson I. 1933. A contribution to the theory of quantitative characterof inheritance, Hereditas, 18: 245—261.—13. Dobzhansky Th. and Schultz I, 1934. The distribution of sex factors in the X-chromosome of D. melanogaster. Genetics, V. 28.—14. Zsik Layos 193 . Die Zusammenarbeitung einiger Gene. Biol. Zentrablatt, 57: 614—615.—15. Трофимов. Взаимодействие аналогичных генов у D. melanogaster, Биол. журн. т. III. - 2, 1934.—16. Goldschmidt R. 1935. Gen. und Ausseneigenschaft. Z. für induktive Abstammung- und Vererbungslehre. B. IX.—17. Lindstrom E. 1935. Segregation of quantitative genes in tetraploid tomato hydrids, Genetics V. 20,—18. Shultz I. 1935, Amer. Naturalist LXIX, 720.

ON THE COOPERATION OF BRISTLE GENES IN D. MELANOGASTER.

by M. Karp

Summary

1. The study of 20 different combinations of genes *Hw*, *Br*, *h*, and *arp* on sternopleural and sternital bristles of D. melanogaster showed the presence of all three possible forms of gene cooperation: namely, the independent action of different genes, the mutual intensification and mutual suppression. The latter two forms are found to prevail (about 60%), and of these the mutual intensification of genes is to be most frequently observed (about 45%).

2. With regard to certain combinatins of genes $\frac{Hw}{+}\frac{h}{h}$; $\frac{Hw}{Hw}\frac{h}{h}$; $\frac{Hw}{+}\frac{Br}{+}$ the appearance of large groups of bristles on other regions of the body was noticed, many a time exceeding what was to be expected with the arithmetical and geometrical summation of the gene action.

3. The distribution of the examined gene combinations according to their effect depends on the set of genes to be combined and varies considerably with a change in the complex of genes invsetigated.

In this connection there appears to be no ground to advance any fundamental rôle of gene cooperation on the basis of experiments with a few genes.

4. The mean effect of gene cooperation, determined on a large number of different combinatfons, is very close to that of a simple summation of action of separate genes due to the deviations directed in an opposite way, being balanced.

5. The scheme of the arithmetical summation of gene action, usually applied in selection, is found to be suitable for calculations on a average numbers at a series of different gene combinations. The individual analysis of these combinations reveals, however, that different deviations from the summation effect instead of summation are characteristic for the effect of the large majority of these combinations.

6. The study of the action of each examined gene as well as their separate associations in different combinations showed a number of cases of the change of dominance, the suppression of epistasis, the transformation of an intensifier into a suppressor, and vice versa, as well the alteration in the efficiency of the cooperation of genes, when the latter pass from one base to another.

7. The effect of polygenic combinations reflects both the interwining of specific connections of separate genes, the association of different forms of interaction. With a change in the number of cooperated genes there appear some new connections between separate genes, new gene combinations leading to a characteristic qualitative alteralion in conditions of the formation of the character and to the occurence of new possibilities for its development.

8. The efficiency of the gene depends neither of the number nor strength of the action of genes, serving as a base for its manifestation, but of the qualitative particularities of its connections with separate genes as well as their association.

9. By means of cooperating different genes at any stage of the character of development, regardless of the number of genes, offering a base for the combination of the former, it may be possible to achieve a sharp alteration for the character, exceeding considerably the combined effect of these genes.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 4

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ВЬЮРКОВ (FRINGILLIDAE, AVES)

III. НАСЛЕДОВАНИЕ ПИГМЕНТАЦИИ У ГИБРИДОВ ЧИЖА (SPINUS SPINUS L) И КАНАРЕЙКИ (SERINUS CANARIUS BOIE)

А. Н. Промптов

Из кафедры общей биологии II Московского медицинского института

I. ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является третьим сообщением на указанную выше тему. Первые две работы (25, 26) охватили лишь небольшой первоначальный материал за 4 сезона скрещиваний (1924—1927). С тех пор материал значительно увеличился, так как первая генеалогия гибридов (несколько поколений обратных скрещиваний) была доведена до 1932 г. и, кроме того, получена вторая генеалогия, связанная с первой (рис. 2). Число выведенных гибридов в общем достигло 65 экземпляров, почти половина из которых, помимо признаков окраски, изучается в настоящее время по полным скелетам.

В 1933 году скрещивания оборвались, но окончательная обработка всех полученных данных и опубликование их задержались. Весь материал по гибридизации этих двух видов вьюрков получен за 9 сезонов скрещиваний (1924—1932) и в настоящее время подготовляется к печати. Ввиду некоторой обособленности разбираемых вопросов работа расчленена на отдельные сообщения. Особо выделены данные по изучению скелетов гибридов и их исходных видов. Собран также небольшой гистологический материал (гонады). Здесь излагаются и обсуждаются данные лишь по наследованию пегости и окраски в одной гибридной комбинации. Обсуждение всех материалов по искусственной и природной гибридизации различных вьюковых птиц (сем. Fringillidae) составляет также особое сообщение (27).

В литературе до последнего времени нет данных по дальнейшему скрещиванию и плодовитости гибридов канарейки и чижа. Поэтому опубликование и генетический разбор большой родословной таких гибридов представляют интерес.

II. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЕНОТИПОВ И ГЕНОТИПОВ СКРЕЩИВАЕМЫХ ФОРМ

Чиж и канарейка по современной классификации принадлежат к двум различным родам (Spinus и Serinus). Даже по линнеевской номенклатуре (1758) — это два хороших вида. Различия заключаются не только в особенностях окраски и распределения пигментов, но и во многих морфологических признаках. Чиж заметно меньше канарейки (соответ. длина 12 и 15—16 см), с иными пропорциями тела, иной формы клюва и

и других скелетных признаков. Биологически — по поведению, голосу, инстинктам и т. п. — эти два вида также сильно различаются.

Окраска вьюрков зависит от наличия и распределения двух основных типов пигментов — меланина и липохрома. Меланин гранулярен и существует в двух фазах — в виде черного эумеланина и бурого (или коричневого) феомеланина. Липохром же диффузен (жировой природы) и обусловливает в своих разных фазах желтую, оранжевую и красную окраски. Химическое и микроскопическое исследования всех этих пигментов проведены в настоящее время уже довольно глубоко (11, 12, 13, 20).

Зеленые тона в оперении многих вьюрков, в том числе чижа и канарейки, зависят от сочетания меланина и желтого липохрома — зооксантина. Одновременное их присутствие в пере создает впечатление зеленой окраски (особого зеленого пигмента нет). Комбинативная природа зеленой окраски обусловливает некоторые особенности наследования признаков цветности у канарейки и ее гибридов (см. ниже).

Окраска чижа зависит от распределения в перьях меланина (главным образом черного) и желтого липохрома. При осмотре «на-глаз» она может быть вкратце описана следующим образом. У самца: верхняя сторона — шея, спина, плечевые перья и седло — зеленая. Каждое перо на спине с очень слабыми темными стержневыми продольными пятнами. На седле (в верхних кроющих хвоста) — желтоватый оттенок. Верх головы черный («шапочка» меланина). Грудь желтая (липохром), к бокам — с темными стержневыми пятнами. У некоторых самцов на горле бывает черное пятно. Большие маховые перья черные, с узкими зелеными краями внешних опахал. Второстепенные маховые тоже черные, но с желтыми основаниями. На сложенном крыле они создают ясную желтую полоску. Большие кроющие крыльев с зеленовато-желтыми концами, которые также участвуют в образовании полоски на крыльях. Рулевые — желтые на большом своем протяжении, но с черными концами и осью пера. Но желтые участки прикрыты кроющими хвоста и он кажется черным. Клюв темный, острый. Ноги и когти темные.

У чижей имеется хорошо развитый половой диморфизм в окраске (см. ниже стр. 667). Птенцы в гнездовом, первом пере очень сходны с молодыми самками, но после осенней линьки половой диморфизм выступает уже ясно. Возрастная изменчивость самцов заключается, главным образом, в развитии более яркой желтой и зеленой окрасок. И весной эти признаки бывают выявлены у самцов сильнее, чем осенью. К обсуждению полового диморфизма чижа мы вернемся в связи с его наследованием у гибридов (см. гл. V).

О генотипе чижа можно судить лишь по данным его гибридизации. В чистом разведении это очень устойчивый вид [1].

Канарейка за 200—300-летний период одомашнения дала ряд мутаций, которые были закреплены отбором в разных породах. Таких пород в настоящее время насчитывается несколько десятков, различающихся не только окраской, но и размерами и некоторыми признаками.

В отношении окраски нас интересуют здесь так называемые зеленые канарейки, более других сохранившие исходный дикий тип оперения, затем — чисто желтые (липохромные), утерявшие меланистическую пигментацию мутационно и селекционно и, наконец, пегие формы — желтые с отдельными участками меланистической пигментации.

У зеленой канарейки-самки верхняя сторона (темя, шея, спина, седло) коричневато-бурая с зеленоватым оттенком. Эта окраска выражена сильнее на голове, крестце и в надхвостье. Перья темени, шеи, спины и плечевые — с темными стержневыми пятнами, довольно широкими и ясно заметными (так называемая штриховка). Грудь и горло зеленые, желтее к брюшку и с продольными пестринами на боках. Маховые (все) черные (но тусклее, чем у чижа) с буроватыми внешними краями. Кроющие крыла черные, но с довольно широкими, также буроватыми или зеленоватыми концами и каемками. Желтых участков в крыле нет и желтая полоска на нем отсутствует (ср. с чижом). Рулевые — тусклочерные с едва заметными (узкими) светлыми внешними краями.

Клюв канарейки толще, чем у чижа, несколько вздутый. Окраска его, так же как и ног, связана со степенью пегости особи (см. стр. 661), но преобладает желтоватая.

Разнообразная пегость канареек (рис. 1) есть пегость по меланину. Желтые участки оперения имеют только один липохром (зооксантин), а все прочие — и меланин, развитой в различной степени (зеленые, черные, коричневые тона).

Генетика канарейки разрабатывается довольно успешно в связи с большим разнообразием цветных и пластических вариететов. Работы Дункера (5, 6, 7 и др.) и других

---

[1] Однако известны изредка встречающиеся в природе мутации, например, пегие или вообще уклоняющиеся по окраске особи. У меня несколько лет содержался, например, самец-чиж с сильной депигментацией, затронувшей меланин. Нормально черные места у него были пепельносерые. В настоящее время в нашей лаборатории испытывается на потомство пойманный в природе пегий самец — золотистожелтый, но с нормально пигментированными маховыми и рулевыми. Уже 2 года эта окраска не меняется. Мутация рецессивна.

авторов (4, 8, 9, 10, 23, 24) выяснили наследование различных факторов цветности пегости, особенностей оперения (например хохлатости) и других признаков у разных рас канареек. В первой работе (2) были изложены основные данные по генетике окраски у канареек. Здесь нас интересует вопрос о наследовании пегости в гибридных комбинациях и, прежде чем перейти к изложению полученных метериалов, необходимо остановиться на данных по изучению пегости в скрещиваниях чистых канареек.

Еще Давенпорт в 1908 г. показал (4), что скрещивания чисто желтых канареек с зелеными дают всегда пегих потомков с разнообразным распределением меланистических пятен. Пегие же между собой дают и пегих, и зеленых, и желтых (например 30 : 10 : 13) На основании своих скрещиваний Давенпорт принял очень простую схему наследования, предположив существование фактора меланистической пигментации — N— и фактора пегости по меланину — M, сопровождающегося несколькими модификаторами, влияющими на степень ее выражения. Фактор M выявляется только в присутствии N

Генетическая интерпретация Давенпорта в настоящее время неприемлема вследствие ее большой упрощенности и несогласия с некоторыми факторами (см. 1 работу). Основным ее недочетом было предположение отсутствия фактора меланистической пигментации (nn) у чисто желтых канареек (см. ниже).

Филипченко в своих незаконченных скрещиваниях канареек (8) уже обратил внимание и на разные степени пегости. Он выделял шесть классов и изучал их наследование в разных комбинациях. Его генотипические формулы для разнообразных пегих форм остались не вполне обоснованными, но один вопрос был разрешен достаточно убедительно. Он установил существование особого доминантного фактора P, обусловливающего отсутствие меланина в первостепенных маховых перьях. И у чисто желтых канареек этот фактор имеется, но особенно отчетливо он выявляется у зеленых белокрылых форм. Очень часто (может быть в порядке плеотропии) белые концы крыльев (крайние маховые) сопровождаются белыми средними рулевыми (см. рис. 1a).



Рис. 1

Особенно подробно и на большом материале пегость канареек изучена Дункером (5, 6). Не имея возможности обсуждать здесь данные этого автора более подробно (частично это сделано в 1 работе), остановимся на его последних главнейших выводах и принятой генетической схеме, которая нам необходима для дальнейшего обсуждения гибридного материала. После некоторых изменений Дункер (1929) устанавливает у канареек три основых доминантных и полимерных фактора A, B и C, обусловливающих развитие меланина (Promelaninfaktoren). Отсутствие всех трех (aabbcc) действует летально, а гетерозиготность вызывает различные степени пегости.

C — основной фактор меланистической пигментации. У зеленых (диких) канареек он имеется в гомозиготном состоянии (CC), у разнообразных пегих (например, рис. 1b) в гетерозиготном (Cc), а у чисто желтых или очень слабо пятнистых отсутствует (cc).

B — второй фактор цветности. У зеленых особей он также в гомозиготном состоянии (BB). Гетерозиготность по B в сочетаниях с C и A дает различные степени пегости. У чисто желтых он может иметься в гетерозиготном состоянии (например, у желтых типа AaBвcc).

A — третий фактор цветности. Зеленые канарейки имеют AA, пегие и желтые могут быть гетерозиготны.

В общем по Дункеру (1929) формулы различных фенотипов должны быть изображены следующим образом.

Таблица 1

Формулы	Фенотипы
AABBCC AaBBCC	Зеленые (дикие) » »
AABbCC AaBbCC AAbbCC	Зеленые белокрылые (рис. 1a)
AabbCC AABBCc AaBBCc AABbCc	Зеленые с большими желтыми участками

Формулы	Фенотипы
AaBbCc AAbbCc AABBcc	Сильно пегие («ласточковые») (рис. 1b)
AabbCc AaBBcc	Желтые с большими темными участками
AABbcc AAbbcc	Желтые с темными отметинами (рис. 1c)
AaBbcc Aabbcc	Чисто желтые
aabbcc	Летальные

Остается неясным соотношение фактора P, описанного Филипченко, с факторами устанавливаемыми Дункером. По видимому, аллеломорфы P — p наиболее близки по своему действию к паре B — b (Дункера), но трудно говорить об их идентичности. Во всяком случае существование доминантного фактора P, вызывающего отсутствие пигментации на наименее стойких участках (рис. 1a), несомненно устанавливается и в этой работе (см. далее).

Для обсуждения гибридного материала нам необходимы некоторые фактические данные Дункера. Они объединены в табл. 2.

Таблица 2.

	Пары родителей	Потомки					
		чисто желтые	желтые с отметинами (рис. 1c)	желтые с большими пятнами	пегие «ласточки» (рис. 1b)	зеленые с желтыми участками	зеленые
1	Чисто желтые	39	18	1	2	—	—
2	Желтые с отметинами	2	5	2	1	1	1
3	Желтые с большими пятнами	1	—	1	2	1	2
4	Пегие (рис. 1b) . . .	17	10	7	21	4	20
5	Зеленые со светлыми участками . . .	—	—	1	4	—	1
6	Чисто желтые × зеленые со светлыми участками	—	2	8	10	1	—
7	Число желтые × пегие («ласточки») . .	22	16	4	16	4	—
8	Зеленые × пегие («ласточки»)	—	4	4	14	3	25

Из этой сводки надо отметить следующее:

1. Скрещивания зеленых канареек с чисто желтыми (6) дают пегое потомство с преобладанием средних мозаичных степеней пегости (типа рис. 1 b). Подобные же данные получены Давенпортом, Галловеем, Филипченко и мною лично и не вызывают сомнения.

2. Скрещивания чисто желтых канареек (без меланистической пигментации), помимо потомков, подобных родителям, дают (1) желтых с отметинами, а иногда даже и сильно пегих.

3. От желтых со слабыми отметинами получаются потомки значительно более пегие, вплоть до зеленых (2).

4. Сильно пегие особи дают помимо пегих же — и чисто желтых и большое количество зеленых потомков. Следовательно, они действительно оказываются наиболее гетерозиготным типом пегости.

Перейдем к изложению материала по гибридной пегости в скрещиваниях канарейки с чижом.

III. НАСЛЕДОВАНИЕ ПЕГОСТИ У ГИБРИДОВ

Общая родословная всех скрещиваний изображена на рис. 2. В качестве исходного материала были взяты два самца чижа (№ 1 и № 2). Они были совершенно нормальной окраски и пойманы в природе. Самки-канарейки (11♀♀) были двух типов: чисто желтые и зеленые (некоторые с белыми концами крыльев). Чиж № 1, родоначальник первой родословной, был скрещен с чисто желтой канарейкой B♀, и от этой исходной пары началась вся линия пегих гибридов. Чиж № 2 скрещивался только с зелеными канарейками (частично с теми же, которые участвовали и в первой родословной), и эта вторая родословная послужила для изучения особенностей меланистической пиг-

ментации (рисунка пера). Желтые канарейки в ней не участвовали и пегости не было.

Вследствие отсутствия в первом скрещивании самок-гибридов, гибрид первого поколения (№ 3) был скрещен со своей матерью-канарейкой. В дальнейшем выяснился недостаток и бесплодие гибридных самок (см. гл. VI); вследствие этого вся родословная сложилась из трех поколений обратных скрещиваний гибридов-самцов с чистыми канарейками (обычно их матерями).

Остановимся прежде всего на рассмотрении гибридов первого поколения. Их было выведено 20 экземпляров, от 2 чижей и 4 канареек. Все гибриды были пигментированные зеленые (см. рисунки 3 и 4), но из пяти первых, произошедших от чисто желтой канарейки В, у троих обнаружились белые концы крыльев (крайние маховые) и отдельные белые рулевые перья. Два других (№ 1 и № 5) были сплошными. 25 прочих гибридов F_1, произошедших от зеленых канареек, все были сплошные. Этот материал ясно показывает наследование и проявление у гибридов доминантного фактора P (белые primariae), полученного от желтой канарейки В. Сплошные зеленые самки и чиж не имеют этого гена (pp) и поэтому все их потомки не обнаруживают белокрылости (см., например, рисунки 3—4). Скрещивание чижа № 1 с желтой канарейкой (белокрылой) может быть обозначено как Pp × pp. Ожидается расщепление на 1 : 1. Получено 3 : 2 (см. рис. 2). В потомстве белокрылых гибридов есть сплошные зеленые (например, №№ 17, 30). Скрещивание это (Pp × Pp) дает в сумме 7 белокрылых и 2 сплошных при ожидании 3 : 1.

На разборе особенностей окраски сплошных зеленых гибридов мы остановимся далее (гл. IV). Рассмотрим наследование пегости. Уже первое поколение гибридов от желтой канарейки обнаруживает различия в наследовании, по сравнению со скрещиваниями чистых канареек. В потомстве зеленой и чисто желтой канареек всегда обнаруживается сильная пегость с разнообразной степенью выражения, причем преобладают пегие типа рис. 1b. В гибридной же комбинации аналогичного рода пегих потомков не получается, если не считать расщепления по фактору P (белокрылые и сплошные). Для примера можно взять данные Дункера (то же установлено Давенпортом, Галловеем, Филипченко и др.).

Таблица 3

Комбинации	Фенотипы	Потомки		
		зеленые	пегие (пятнистые)	чисто желтые
Чистые канарейки	Зеленые × желтые	Нет	21	Нет
Чиж × канарейка	Зеленые × желтые	Сплошные и белокрылые	Нет	Нет

Из 49 гибридов чижа и канарейки, выведенных Галловеем (9, 10), было 35 сплошных зеленых, 12 белокрылых и лишь 2 имели более сильную редукцию меланина.

Все это ясно показывает, что факторы пигментации канарейки, находясь в гибридном генотипе полностью в гетерозиготном состоянии, меняют свое фенотипическое выражение. Согласно обозначению Дункера, чисто желтая канарейка должна иметь генотип AaBbcc или

AaBbcc (см. табл. 1). Ее гетерозиготностью может объясняться некоторая вариация гибридов F_1. Если допустить у чижа существование генов пигментации, аллеломорфных факторам A, B и C, и обозначить их как A_1, B_1, C_1, то скрещивание чижа с желтой канарейкой должно быть изображено следующим образом: чиж $A_1A_1B_1B_1C_1C_1$ $\times$ желтая канарейка AaBbcc = гибриды $A_1AB_1BC_1c + A_1aB_1BC_1c + A_1AB_1bC_1c + A_1aB_1bC_1c$.

В скрещиваниях чистых канареек это дало бы всех пегих с большими желтыми участками (см. табл. 1). А если бы желтая самка оказалась Aabbcc, то следовало бы ожидать еще большего посветления. У гибридов этого нет. Даже генотип, несомненно гетерозиготный по основному гену C, не дает пегости пятнами. Пегость гибридов F_1 ограничивается белокрылостью [1]. Меланин отсутствует лишь на наименее устойчивых частях оперения (см. 1 работу и эту ниже). Следовательно, гены меланистической пигментации чижа оказывают в гетерозиготном состоянии более сильное действие, чем аналогичные (?) факторы вьюрка другого вида — канарейки. К сожалению, у нас нет данных для выяснения вопроса о том, зависит ли наблюдаемая разница от самих генов пигментации чижа или же тут дело в изменении у гибрида генотипической среды в целом и баланса модификаторов. Вероятнее предполагать второе (16). К этому вопросу мы еще вернемся.

Перейдем к рассмотрению дальнейших поколений гибридов. Белокрылый самец № 3 F_1 оказался плодовитым и был скрещен со своей матерью B, а затем еще с двумя желтыми канарейками, A и C (см. рис. 2). От этих обратных скрещиваний были получены пегие и желтые гибриды. 5 самцов последующих поколений оказались плодовиты (№№ 6, 10, 13, 19, 34) и дали потомство.

Уже при общем обзоре родословной (рис. 2) отчетливо обнаруживается несколько интересных явлений. Эти явления следующие:

1. Скрещивания зеленых гибридов (№ 3 и № 6) с желтыми канарейками дают как сплошных зеленых (или белокрылых), так и чисто желтых потомков, а промежуточных степеней пегости (типа рис. 1b) нет. Происходит расщепление как бы на два крайних типа пегости.

2. Обратная комбинация — скрещивания чисто желтых гибридов (№ 10 и № 34) с зелеными канарейками дают (почти нацело) мозаичную неправильную пегость, большей частью очень сильную (например, у гибридов №№ 43, 49, 50 и др.).

3. Скрещивания чисто желтых гибридов (№ 10 и № 34) с чисто желтыми канарейками, наряду с чисто желтыми потомками, дают большой процент желтых с меланистическими отметинами и пятнами, иногда довольно значительными (например, у гибридов №№ 19, 35). Меланистические отметины (отдельные пигментированные перья) не исчезают в потомстве чисто желтых родителей даже во втором поколении скрещиваний желтых пар (например, в потомстве №№ 10♂ и ♀01).

Разберем эти особенности наследования подробнее.

Белокрылый гибрид F_1 № 3 с тремя желтыми самками (A, B, C) дал 6 потомков. Три из них (№№ 6, 11, 15) были белокрылые с незначительной вариацией, а три других светлые — один чисто желтый (№ 10) и два со слабыми отметинами на наиболее устойчивых местах (№ 7 и № 8). Пегие типа рис. 1b отсутствовали. Гибрид обрат-

[1] Интересно отметить, что у белокрылых особей не пигментированы также и пальцы ног или их когти

ного скрещивания № 6 ♂ был очень сходен со своим отцом (♂ № 3) а его потомство от желтых канареек (B, G, D) повторило то же расщепление на два крайних типа пегости без промежуточных ее степеней. Из 8 его потомков три (№№ 12, 14, 17) были зеленые (с белыми перьями в крыльях или хвосте) и 5 светлых — два чисто желтых (№№ 13 и 33) и три с отметинами (№№ 9, 16, 32).

Если просуммировать все потомство от обоих белокрылых гибридов и желтых канареек, то получается следующее.

Пары	Фенотипы родителей	Потомки			
		зеленые белокрылые	сильно пегие	желтые с отметинами	чисто желтые
♂ 3 × ♀ A ♂ 3 × ♀ B ♂ 3 × ♀ C ♂ 6 × ♀ B ♂ 6 × ♀ D ♂ 6 × ♀ G	♂ зеленый белокрылый гибрид × ♀ желтая канарейка	6	—	5	3

Отсутствие мозаично-пегих особей (рис. 1b) в потомстве зеленых гибридов можно поставить в связи с отсутствием их в потомстве F_1 чижа и желтых канареек. Несомненно, что факторы меланистической пигментации чижа (не дающие мозаичной пегости у гетерозиготных гибридов первого поколения) и в обратном скрещивании зеленых гибридов с желтыми канарейками не приводят к мозаичной пегости даже в наиболее гетерозиготных комбинациях.

Если бы не известные данные по генетике пегости канарейки, то наблюдающееся расщепление на зеленых и светлых можно было бы упрощенно приравнять к моногибридному скрещиванию гетерозигота Аа с рецессивом аа и отношению 1 : 1 (получено 6 : 8). Но, по аналогии с канарейкой, надо предполагать более сложную наследственную основу, а именно существование у чижа также нескольких полимерных генов, имеющих отношение к меланистической пигментации. Если это так, то напрашивается вывод о том, что у гибрида F_1 № 3 гены чижа и канарейки в геметах не «перетасовываются» по случайности (т. е. независимо, как у гетерозиготной по генам А, В и С канарейки), а наследуются некоторым комплексом. Действительно, гибриды обратного скрещивания получили либо полностью доминантные гены чижа ($A_1B_1C_1$?) и поэтому повторили белокрылый тип (№№ 6, 11, 15), либо не получили от чижа их совсем и генотипически подобны желтым или слабо пегим канарейкам. Возможно, однако, что такое расщепление зависит и от нежизнеспособности промежуточных сочетаний. Гаплоидные наборы хромосом чижа и канарейки в редукционном делении гибрида № 3 как будто не перетасовываются, а остаются обособленными.

Некоторой проверкой этого предположения могут служить данные по реципрокному скрещиванию желтых гибридов (№№ 10, 13, 34) с зелеными канарейками. В потомстве от таких пар совершенно закономерно обнаруживается сильная мозаичная пегость. Суммарные данные (от 4 пар) таковы:

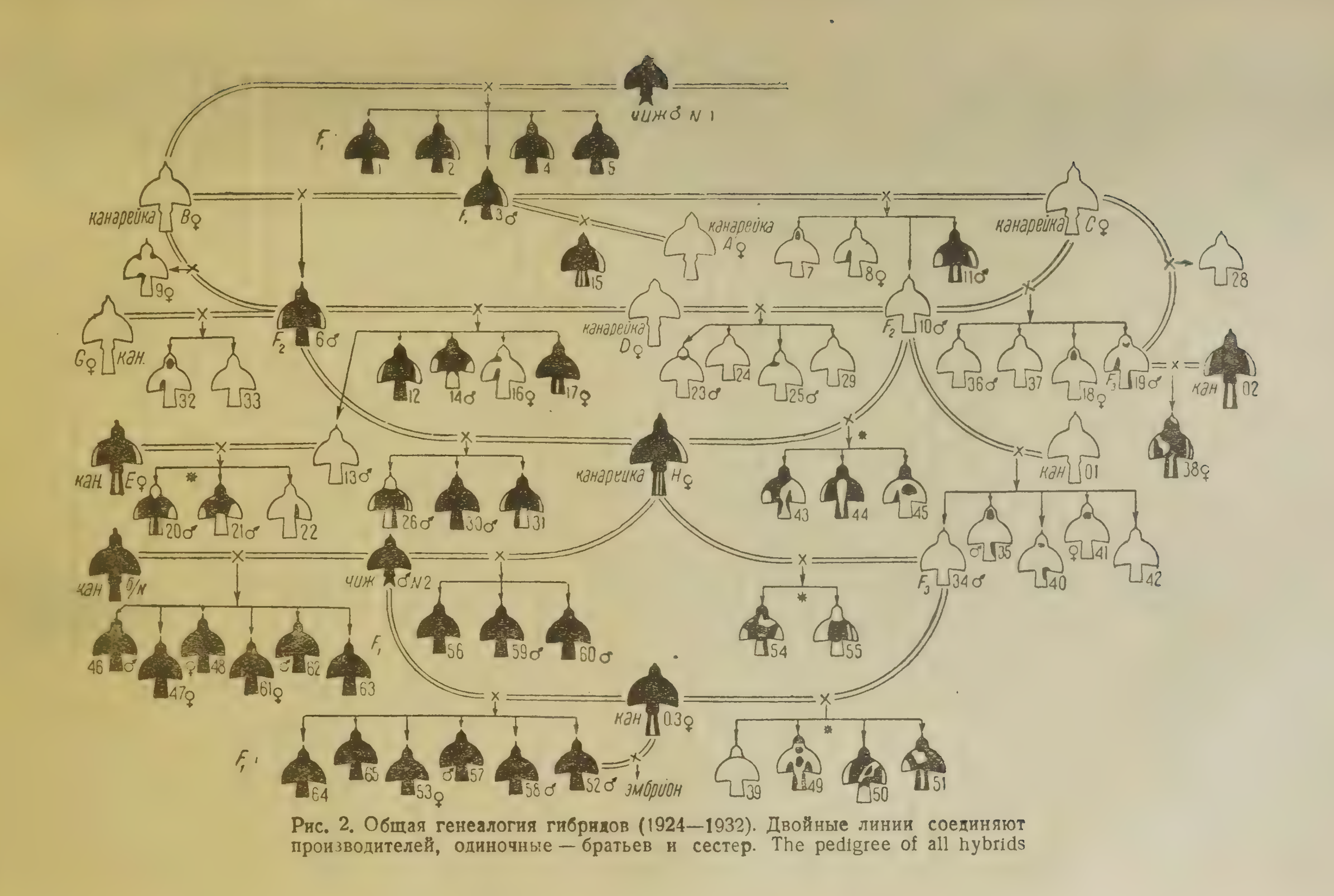


Рис. 2. Общая генеалогия гибридов (1924—1932). Двойные линии соединяют производителей, одиночные — братьев и сестер. The pedigree of all hybrids

Пары	Фенотипы родителей	Потомки			
		зеленые белокрылые	сильно пегие	желтые с отметинами	чисто желтые
♂ 10 × ♀ H ♂ 13 × ♀ E ♂ 34 × ♀ H ♂ 34 × ♀ 03 (см. рис. 2)	чисто желтый гибрид ♂ × зеленая белокрылая канарейка ♀	—	10[1]	1	1

Здесь мы видим уже совершенно такую же картину наследования пегости, как и в скрещивании чистых канареек (желтых с зелеными). Несомненно, что желтые гибриды (№№ 10, 13, 19, 34) уже не получили доминантных факторов пигментации чижа и генетически подобны желтым канарейкам, т. е. имеют от них большинство мутационных рецессивных генов-осветлителей (см. табл. стр. 658). Поэтому скрещивание зеленой канарейки (AAВвCC, AAввCC и др.) с желтым гибридом (AaВвсс или Aaввсс) должно давать всегда п е г и х о с о б е й (Cc). Желтые гибриды обратных скрещиваний являются в отношении факторов пигментации (A, B, C) как бы «извлеченными желтыми канарейками».

В связи с этим «желтая ветвь» всей генеалогии (см. правую сторону родословной на рис. 2) в отношении наследования пигментации представляет уже меньший интерес. Однако, заслуживает внимания совершенно закономерное появление с л а б о п е г и х особей (типа рис. 1 c) в потомстве чисто желтых родителей. Если просуммировать все скрещивания желтых гибридов с желтыми канарейками (их 6), то получаются такие цифры.

Пары	Фенотипы родителей	Потомки		
		сильно пегие	желтые с отметинами	чисто желтые
♂ 10 × ♁ C ♂ 10 × ♁ D ♂ 10 × ♁ 01	с п л о ш н ы е: желтый — желтая гибрид ♂ × канарейка ♀	Нет!	7	6

Следовательно, почти половина потомков от чисто желтых пар обнаруживает небольшие меланистические участки оперения. Это ясно свидетельствует о том, что желтые канарейки тоже гетерозиготны и имеют в генотипе факторы для образования меланина (ген N Давенпорта), но этот пигмент не развивается в связи с наличием полимерных аллелей пегости (см. стр. 658). При нескольких рецессивных генах они обусловливают сильную редукцию (т. е. непроявление) меланистического рисунка в различных птерилиях, вплоть до полного его отсутствия у чисто желтых форм. Таким образом, несомненно, что чисто желтых канареек нельзя рассматривать как рецессивов (nn—Давенпорта), от которых не могут быть получены пегие. И зеленые и чисто желтые особи имеют N — фактор, но у желтых он не проявляется вследствие ряда рецессивных генов пегости (на-

[1] Желтый со слабыми отметинами гибрид № 19 (см. рис. 2 справа) дал также мозаично-пегого потомка (№ 38). Его можно было бы тоже включить в эту таблицу.

пример у генотипов Аавесс, см. табл. I на стр. 658). Чисто желтые являются лишь крайним вариантом пегости. Они имеют черные глаза [1] и эту „точку“ фенотипа можно рассматривать как наиболее стойкую в отношении образования меланистического пигмента. Очень устойчивыми частями оперения, с которых меланин исчезает „в последнюю очередь“ являются также изображенные на рис. 1с. Из тринадцати гибридов со слабыми отметинами многие имели их на затылке, темени или в виде темных внутренних маховых в правом или левом крыле. Сходство некоторых особей в отношении пегости было замечательное (ср., например, №№ 17, 18, 35 или 8, 32, 19, 22 на рис. 2).

13 желтых гибридов с темными отметинами	Распределение темных отметин				
	затылок	„шапочка“	внутренние маховые	крайние рулевые	иные места
	6	4	5	4	1 (№ 9 — плечи)

В противоположность этим местам наименее „устойчивы по меланической пигментации крайние маховые и средние рулевые (рис. 1а). Это связано генетически с существованием особого фактора Р, но, повидимому, и факторы пегости (А, В, С) оказывают пространственно неодинаковое действие, т. е. на отдельные пигментные зоны. Рецессивные „осветлители“ (а, b, с) углубляют этот процесс неравномерно всюду, а по имеющимся морфогенетически слабым зонам и точкам на коже развивающейся особи. Широко известно также существование или появление белокрылости у многих диких птиц (25, 31, 1).

Вопрос о неодинаковой „устойчивости“ пигментации различных частей оперения при пегости у птиц будет обсужден подробнее при обзоре других гибридных комбинаций вьюрков. Настоящий материал не позволяет говорить о наследовании определенных типов пегости, как это имеется, например, у голубей (3, 21), но локализация пятен на более стойких местах совершенно очевидна. Такие особи несомненно генетически отличны, например, от сильно пегих. В связи с этим можно отметить, что „хаотический“ или разорванно мозаичный узор пятен у пегих канареек (см., например, рис. 1b), возможно имеет также свою генетическую, но очень сложную обусловленность. На это указывает, например, довольно удачная селекция пегих канареек—с темной—„шапочкой“ (очевидно ААВВсс) или немецких ласточковых («Schwalben», рис. 1b).

Имеющая целую литературу дискуссия о природе пегости или пятнистости (1, 3, 19, 21) получает в генетике канарейки и ее гибридов большой и интересный материал.

IV. НАСЛЕДОВАНИЕ МЕЛАНИСТИЧЕСКОГО РИСУНКА И ДРУГИХ ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ У ГИБРИДОВ

Особенности наследования основных признаков окраски чижа и канарейки, установленные у гибридов F_1, еще в первой работе (25) подтвердились на новых гибридах F_1, выведенных от чижа № 2. Так

[1] Красноглазые белые канарейки—особая мутация, которая здесь не рассматривается.

как в этих скрещиваниях были взяты уже зеленые канарейки (♀♀ Н, 03, и б/№, рис. 2), то окраску гибридов можно было непосредственно сравнивать с материнской в любой части оперения. В первых же скрещиваниях чижа № 1 с желтой канарейкой о признаках рисунка перьев матери приходилось судить косвенно, изучая шкурки других, зеленых канареек, так как у желтых птиц все детали пигментации и рисунка перьев остаются невыявленными в отсутствии меланина.

Канарейка и чиж имеют ряд отличий в распределении и интенсивности развития меланина и липохрома в различных участках оперения и даже частях одного пера (pattern). Такие особенности распределения пигмента и обусловливают видовые отличия окраски этих видов (см. стр. 657). Гибриды F_1 проявляют все доминантные признаки обоих родителей, и 15 особей, полученные от чижа № 2, были очень сходны между собой. Общий облик их и расцветку (у ♂ и ♀) можно видеть на рис. 3 и 4, сделанных с живых птиц[1].

Размеры птиц промежуточные, хвост несколько короче, чем у канарейки, клюв острее. Наиболее отчетливо выражены следующие особенности.

1. Темя гибридов F_1 не имеет черной пигментации („шапочки" чижа нет).

2. Спина имеет у самцов ясный зеленоватый оттенок (как у чижа), но с заметной темной продольной штриховкой. Первый признак— несомненно от чижа (у канарейки спина коричневая), а второй— типа канарейки (у чижа-самца штриховка на спине едва заметна).

3. Желтое поле (основание) маховых и рулевых перьев (признак чижа) сильно редуцировано, почти отсутствует. Вследствие этого светлой полоски на крыле нет.

4. Концы больших кроющих крыльев и внутренних маховых коричневатые (как у канарейки), а не желтые.

5. Грудь у гибридов-самцов зеленовато-желтая, несколько желтее, чем у самцов-канареек. Эта особенность вместе с хорошо заметным зеленоватым оттенком оперения спины, шеи, головы—почти единственные доминантные и проявившиеся признаки чижа.

Прочие более мелкие признаки гибридов приближаются к канарейке или же они так сходны у обоих исходных видов, что уловить разницу их выявления у гибридов оказывается затруднительным.

У пигментированных (по меланину) гибридов от обратного скрещивания (№ 6, 11 и др.) и последующих поколений на местах темных пежин выявляются особенности канареечной расцветки. Спина гибридов последующих поколений (например, у №№ 6, 11 и особенно у пегих №№ 36, 51 и др.) уже менее зеленая, с ясным коричневым оттенком. Концы и края кроющих крыльев и маховых также имеют еще более коричневый тон, уже совсем приближаясь к соответствующим признакам канарейки. Этот возврат к типу окраски канарейки вполне понятен, принимая во внимание ту систему обратных скрещиваний, которую пришлось применять ввиду бесплодия гибридных самок. Все гибриды родословной имели своей матерью чистую канарейку и с каждым поколением они все более освобождались от генов чижа.

Констатируя доминантность или рецессивность отдельных признаков окраски скрещиваемых видов, мы на данном материале не имеем никаких доказательств аллеломорфности аналогичных генов чижа и канарейки. Только скрещивания гибридов inter se позволили бы поставить этот вопрос на разрешение.

---

[1] По технич. причинам они не могли быть переданы в красках.

Разбираемый материал является лишь частным примером гибридных комбинаций у вьюрков. И на нем мы видим подтверждение широко распространенной особенности наследования: резкие видовые признаки, заключающиеся в наличии хорошо очерченной и иначе пигментированной зоны в оперении — типа „шапочки", „лицевой маски", „манишки" или пятен на перьях и т. п.,—у межвидовых гибридов вьюрков исчезают или проявляются в очень ослабленном виде. Такова в данном материале черная „шапочка" чижа, отсутствующая у его гибридов с канарейкой,[1] такова красная „маска" щегла, сильно ослабляющаяся или даже исчезающая у его различных гибридов, и т. д. Ослабление подобных признаков у гибридов („промежуточность") может указывать на их полигенную природу, но в отдельных случаях возможно имеет место гипостазирование или даже простая рецессивность признаков (у очень близких видов).

Эти вопросы межвидовой гибридизации вьюрков обсуждаются особо (27).

V. НАСЛЕДОВАНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА ЧИЖА У ЕГО ГИБРИДОВ С КАНАРЕЙКОЙ

Канарейка имеет очень слабый половой диморфизм, заключающийся в основном в более насыщенной и яркой пигментации у самцов, чем у самок. Старые самки-канарейки по окраске уже с трудом отличаются от самцов. У „зеленых" рас это сделать несколько лег-



Рис. 3

че, чем у желтых, но в обоих случаях различия не имеют качественного характера.

У чижа же есть хорошо заметный половой диморфизм, выражающийся в том, что взрослый самец имеет черную окраску темени (иногда и горла), зеленую спину (без стержневой штриховки) и желтую грудь. У самки-чижовки этих признаков нет совсем и общий тон ее оперения серовато-бурый (у старых самок лишь слегка зеле-

---

[1] Впрочем, в литературе есть указания на получение изредка гибридов с очень темным теменем (2, 18).

новатый). Почти все оперение (особенно верхняя сторона и грудь) у самки имеет темную штриховку—пестрины.

В скрещиваниях чижа и канарейки обнаружилось, что самки первого поколения гибридов (например, №№ 47, 53 и др.) хорошо отличаются от самцов и признаки их имеют несомненное сходство с признаками самок чижа (рис. 4). Окраска спины и темени самок F_1 не зеленая, а серовато-бурая с темной штриховкой, несколько отличной от канареечной. Грудь у гибридных самок сероватая или лишь с легким желтым оттенком, тогда как у самок-канареек грудь желто-зеленая (почти такая же, как у гибридов-самцов). Желтый липохром у самок-гибридов очень ослаблен, а феомеланин усилен. В общем по окраске гибриды-самки сильно напоминают чижовок и их отличают только более крупные размеры и несколько иные пропорции тела (головы, хвоста, клюва). Такое отчетливое наследование полового диморфизма интересно еще тем, что у гибридных самок мы



Рис. 4

наблюдаем более сильное проявление признаков, характерных для чижей, чем у гибридов-самцов. Гибриды-самки более похожи на чижовок, чем гибриды-самцы—на чижей (рис. 3 и 4).

Мужские вторичнополовые признаки гибридов не проявляются (или очень ослаблены), а женские проявляются отчетливо. Следовательно, гибридная гетерозиготность (и факторы канарейки в частности) задерживает проявление самцовых признаков чижа и почти не влияет на женские. Мужской пол у канареек гомогаметен (6, 7) и именно гомогаметный пол (чиж) передает потомкам половой диморфизм. Из этого следует, что данное явление зависит исключительно от генетических факторов, передаваемых чижом и проявляющихся фенотипически у гибридов-самок. С самого начала развития они определяют морфогенетические возможности ткани. Наличие же или отсутствие в яйцах игрек-хромосомы, имея значение при определении пола зиготы, не может влиять на характер признаков. Гибридная самка имеет игрек-хромосому от своей матери-канарейки, но выявляет половой диморфизм согласно своей генетической конституции, унаследованный от чижа.

В связи с этим можно еще отметить, что разбираемый диморфизм чижа, вероятно, не имеет зависимости от половых гормонов, так как отсутствие гормональной связи было, например, установлено экспериментально у другого вида вьюрков — у домашнего воробья (22, 30). Однако вопрос требует и в данном случае экспериментальной проверки. Примеры наследования полового диморфизма у куриных птиц, например, при гибридизации различных видов фазанов (28) или в скрещиваниях кур породы доркинг с бурыми леггорнами, имеют иное объяснение, так как многие вторичнополовые особенности окраски у кур имеют гормональную зависимость от гонад.

VI. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ К РАЗБИРАЕМОМУ МАТЕРИАЛУ ПО ГИБРИДИЗАЦИИ ЧИЖА И КАНАРЕЙКИ

Межродовые гибриды чижа и канарейки—вполне здоровые и хорошо сложенные птицы, очень подвижные и с живым темпераментом. В этом отношении сказывается влияние чижа. Развитие птенцов после вылупления и их оперяемость идут нормально (за редкими исключениями). Но оплодотворение и развитие эмбрионов на ранних стадиях несомненно затруднены, так как в гибридных кладках был очень большой процент неоплодотворенных яиц и погибших зародышей. Обилие неоплодотворенных яиц не зависело всецело от недостатков спаривания, а имело, несомненно, и более глубокую природу.

Во всех кладках, содержавших обычно 4-5 яиц, никогда не вылуплялось более 3 птенцов, в большинстве же гнезд выводилось 1-2 гибрида. Наблюдалась повышенная смертность и вскоре после вылупления. Такие гибриды могли быть использованы только для изучения пегости. Если же птицы выживали первые дни, то далее они развивались нормально.

Обычное соотношение полов у гибридов было нарушено—заметно преобладали самцы. Но у многих гибридов пол остался невыясненным вследствие ранней их гибели или же из-за особенностей морфологии гонад (недоразвития их).

Из 20 гибридов первого поколения пол был ясно определен у 11. Оказалось 7 самцов и 4 самки. В последующих поколениях гибридов установлено 16 самцов и 7 самок. Подобные же уклонения в соотношении полов у гибридов других вьюрков и вообще птиц уже описаны и ранее (14, 15) и настоящие данные подтверждают широту этого явления.

Из 11 половозрелых гибридных самок несколько (5) были испытаны на плодовитость. Некоторые пускались в скрещивание неоднократно и в несколько сезонов (например, ♀♀ 16, 18). Все самки оказались бесплодны. При вскрытии обнаруживался очень слабо развитой яичник (даже весной). Гистологический материал еще полностью необработан.

Из 23 гибридов самцов 10 пускались в скрещивания, но 3 оказались несомненно бесплодны (№№ 11, 46, 59), хотя имели весной сильно выраженный инстинкт спаривания и гнездились нормально. Два из этих бесплодных самцов принадлежали к первому поколению (№№ 46 и 59). Они были убиты весной и у обоих оказались нормальные, хорошо развитые семенники.

Генотипы чижа и канарейки, несомненно, различны по очень большому числу факторов. Эти два вида птиц эволюционно дивергировали очень давно, вероятно, миллионы лет назад, и за период бесчисленных поколений изоляции у них накопились как новые аллели, так и различные модификаторы, обусловливающие степень выражения

и проявления признаков, даже общих обоим видам. Вследствие этого очень мало вероятия ожидать в гибридном материале моногибридных или вообще простых расщеплений (16). Вместе с очень небольшой численностью потомков это создает серьезные затруднения для четкой трактовки данных и установления отдельных генов. Даже в генетике канарейки, где возможно получить несколько десятков потомков от одной пары родителей, вопросы наследования пегости еще мало разработаны, генетическая картина очень схематизирована; в отношении же генетики других признаков окраски у различных пород сделано еще меньше. Поэтому мы воздерживаемся пока от установления отдельных генов у чижа на основании этих данных его гибридизации. Передача некоторых признаков очень отчетлива, но это еще не значит, что они имеют простую генетическую основу. Установленные скрещиваниями факты, например, «раскол» на крайние типы пегости в потомстве зеленых белокрылых гибридов, а также проявление вторичнополовых признаков самки чижа у его гибридов, свидетельствуют о совместном, взаимно связанном действии многих генетических элементов дикого вида чижа, а быть может и о комплексном наследовании хромосом одного вида вьюрка у жизнеспособных гибридных комбинаций. Вопрос этот заслуживает детальной проверки на дальнейшем материале.

VII. РЕЗЮМЕ

1. В настоящей работе, охватившей 4 поколения гибридов, выведенных за 9 сезонов (1924—1932), изучено наследование пегости и особенностей окраски у гибридов двух видов вьюрков, очень давно обособившихся эволюционно.

2. Установлено и прослежено наследование начального типа пегости — белокрылости, — теряющего меланин на наименее стойких участках и зависящего от доминантного гена P (см. рис. 1a).

3. Показано, что факторы пегости канарейки (A, B, C) в гибридном гетерозиготном генотипе F_1 не дают средних степеней пегости (рис. 1в), а выражаются лишь в белокрылости. Уже с первого обратного скрещивания белокрылого гибрида (№ 3) с желтыми канарейками происходит расщепление на два крайних типа пегости (рис. 1a и 1c) и освобождение некоторых гибридов от факторов меланистической пигментации чижа. Желтые гибриды следующих поколений оказываются подобны желтым канарейкам. Высказывается предположение о связанном наследовании нескольких генов чижа при расщеплении у гибрида F_1.

4. Установлено закономерное появление пегих потомков от чисто желтых родителей, чем подтверждается наличие меланистического фактора N у желтых канареек. Чисто желтые канарейки и их гибриды должны рассматриваться как крайние степени пегости, а не как рецессивы (nn). Отсутствие меланина в оперении зависит от рецессивных генов-осветлителей (a, b, c). Их гетерозиготное состояние вызывает разнообразную пегость.

5. Установл но доминирование и проявление у гибридов отдельных признаков окраски чижа и канарейки. В последующих поколениях выявлены рецессивные признаки канареек.

6. Обнаружено отчетливое наследование полового диморфизма чижа у его гибридов (ср. рисунки 3 и 4) и высказывается предположение о его природе.

7. В гибридном материале обнаружены сильный эксцесс самцов, а также бесплодие всех самок и некоторых самцов. Эти особенности имеют генетическую основу и подлежат дальнейшему изучению.

ЛИТЕРАТУРА

1. Allen. Pattern development in mammals and birds, Amer Nat., vol. 48, 1914.—2. Barth. Bastard-Kanarienvogelzucht, Magderburg, 1923.—3. Christie Wriedt. Die Vererbung von Zeichnungen, Farben und anderen Charakteren bei Tauben, Zeitschr. f induct. Abstamm.- u. Vererbungslehre, Bd. 32, 1913.—4. Davenport. Inheritance in canaries, Publ. Carnegie Instit., Washington, Nr. 95, 1908.—5. Duncker. Vererbungsversuche an Kanarienvögeln, Ornithol., Bd. 72, H. 3, 1924.—6. Duncker, Genetik der Kanarienvögel, Bibl. Genetica, IV, 1928.—7. Duncker. Genetik der Kanarienvögel, Der Züchter, Bd. I, H. 4, 1929.—8. Филипченко. Наследование окраски у канареек, Изв. Р. Акад. наук, 1919.—9. Galloway. Canary breeding. A partial analysis of records from 1891—1909, Biometrica, vol. VII, part 1—2, 1909—10.—10. Galloway. Hybridisation of canaries, Biometrica, vol. VIII, part. 3, 1912.—11. Görtner, On two different types of melanin, Proc. Soc. Exper. Biol. and Medic., IX, 1912.—12. Görtner. Studies on melanin, Journ. Amer. Chem. Soc. XXXV, 1913.—13. Götz. Über die Pigmentfarben der Vogelfedern, Verh. d. ornithol. Ges. in Bayern, Bd. XVI, № 3—4, 1925.—14 Guyer. On the sex of hybrid Birds, Biol. Bull., 16, 1909.—15. Haldane. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals, Journ. of Genetics, vol. 12, Nr 2, 1922.—16. Harland. The genetic conception of the species, Доклады Акад. наук, нов. сер., № 4, 1933.—17. Hopkinson. Records of birds bred in captivity, Witherby, London, 1926.—18. Houlton. Cage-bird hybrids, Philadelphia, II edition. 19. Ильин. Распределение и наследование белых пятен у морской свинки, Тр Лаб. эксп. биол. Моск. зоопарка, т. IV, 1928.—20. Kruckenberg. Vergleichend-physiologische Studien. Zweite Reihe, zweite Abteil.. Heidelberg, 1882.—21. Kuhn. Über die Scheckung der Haustaube, Biol. Zentralbl., Bd. 46. H. 7, 1926.—22. Nowikow. Die Analyse der sekundären Geschlechtsunterschiede in der Gefiederfärbung bei den Sperlingsvögeln (passeres), Biol. Zentralbl., Bd. 55, H. 5/6, 1935.—23. Noorduin. Die Erblichkeit der Farben bei Kanarienvögeln, Arch. f. Rassen- u. Ges. Biologie, Bd. V, 1908.—24. Noorduin. Vererbungserscheinungen bei Kanarien, Gefied. Welt., Bd. 39, Nr 38—41, 1910.—25. Гибридизация вьюрков (Fringillidae). 1. Наследование пегости, окраски и других признаков у плодовитых гибридов чижа и канарейки, Журнал экспер. биол., т. IV, в. I, 192 .—26. Promptov. Fortpflanzungsfähige Zeisig- und Kanarienvogel-hybriden. Vögel ferner Länder, Bd. I, H. Nr 2, 1928.—27. Промптов. Гибридизация вьюрков (Fringillidae). IV. О наследовании видовых признаков у различных гибридов вьюрков (готовится к печати).—28. Серебровский А. Гибридизация животных, Биомедгиз, 1935.—29. Соколовская. Некоторые наследственные явления у гибридов - уток, Зоолог. журн, т. 14, № 4, 1935.—30. Warren. The control of the secondary sex characters in the english sparrow (Passer domesticus L.), Journ. of Exper. Zool., vol 67, Nr 2, 193 .—31. Willemoessuhm. Die Albinos unter den Vögeln des Hamburger Museums, Zool. Garten, 1865.

THE HYBRIDIZATION OF FINCHES (FRINGILLIDAE, AVES). III. INHERITANCE OF PIGMENTATION IN THE HYBRIDS OF THE SISKIN (SPINUS SPINUS L) AND THE CANARY (SERINUS CANARIUS BOIE).

by *A. N. Promptov*

(Laboratory of General Biology, II State Medical Inst., Moscow)

Summary

1. In the present researches, embracing 4 generations of hybrids in the course of 9 seasons (1924—1932), the heredity of mottling, and of the characters of the colouring are analyzed, in the hybrids of two species of finches, evolutionally divergent and isolated since very long time.

2. The mode of inheritance has been established and traced, of the initial (feeblest) type of mottling-whitewingedness—in which melanin is lost on the least stable parts. This type of mottling depends on the dominant gene P (see fig. I *a*).

3. It has been shown that the factors of mottling in the canary (A, B, C) do not give any intermediate degrees of mottling in the hybrid heterozygous genotype F_1 (fig. I b) and are only expressed by whitewingedness. Already, at the first back-cross of the white winged hybrid Nr. 3 with the

yellow canaries a segregation into two extreme types of mottling takes place (fig. I *a* and I *c*), and some hybrids being free of the factors of melanistic pigmentation of the siskin. The yellow hybrids of the next generations are similar to the yellow canaries. The supposition has been made of a linked inheritance of several genes of the siskin by segregation in the offspring of the hybrid F_1.

4. The regular appearance of mottled offspring from self-yellow parents has been established (see fig. 2). This proves that the melanistic factor (N) in the yellow canaries and yellow hybrids must to be considered as the extreme degrees of mottling and not as recessives. (nn). The absence of melanin in the plumage depends on the recessive lightening genes. Their heterozygous state leads to a great variation of mottling.

5. The dominance and the expression of separate characters of the plumage-colouring belonging to the siskin and to the canary, have been established in the hybrids (see figs. 3 and 4). In the next generations recessive characters of the canaries have appeared.

6. A distinct inheritance of the siskin's sexual dimorphism has been discovered in the siskin-canary hybrids (cf. figs. 3 and 4), and a supposition is made as to its nature.

7. The hybrid materials show a strong excess of males, and also the sterility of all the females and of several males. These peculiarities have a genetic basis and require further investigation.

8. The pedigree obtained of the hybrids (fig. 2) is being further studied as regards the inheritance of skeletal characters, and a comparison is likewise being made with the materials on other hybrid combinations of the finches.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 4

ИССЛЕДОВАНИЕ ИСТОЧНИКОВ МАТЕРИАЛА ЗАКЛАДКИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У ANURA В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ДЕЙСТВИИ ОРГАНИЗАТОРА

Т. А. Детлаф

Из лаборатории динамики развития организма Института зоологии МГУ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

Несмотря на крупные успехи экспериментальных исследований последних лет, механизм действия организатора и его роль в развитии нервной системы до сих пор остаются невыясненными.

По Фогту[1] материалом, образующим нервную систему в нормальном развитии, является определенно ограниченная часть эктодермы.

С другой стороны, многочисленными опытами установлена идентичность всей эктодермы по отношению к индуцирующему действию организатора. При трансплантациях на стадиях бластулы и ранней гаструлы презумптивного эпидермиса на место презумптивной нервной пластинки и, наоборот, точно так же как и при трансплантации организаторов в бластоцель, установлена способность презумптивного эпидермиса образовывать при наличии подлежащего организатора нервную систему. Однако эта способность ограничена во времени стадией гаструлы. На более поздних стадиях индукция нервной системы из эпидермиса уже невозможна (Махемер, 1932).

Таким образом, материал, образующий нервную систему, может замещаться. В нормальном развитии нервная система образуется согласно данным Фогта только из части эктодермы, презумптивной нервной пластинки, а в экспериментальных условиях — из более широкого поля презумптивного эпидермиса.

Другой большой группой опытов установлена широкая замещаемость «организатора». Еще Гайниц (1925) установил видо- и родонеспецифичность организатора. В последние годы появился ряд работ, идущих в этом направлении много дальше. Гольтфретер, Баутцман, Шпеман и Мангольд (1933) получили индукцию нервной пластинки мертвым организатором и убитыми тканями, в живом состоянии не оказывающими организующего действия. Далее Гольтфретер (1933, 1934) установил, что индуцирующими свойствами обладают убитые ткани почти всех органов животных, взятых от представителей почти всех классов животного мира. Таким образом, организатор может замещаться, индукция нервной системы может быть вызвана действием целого ряда агентов, начиная с живого и мертвого организатора, мертвых тканей, бластемы (Уманский, 1932) и кончая различными фракциями, полученными при химической обработке индукторов, имплантированными в твердом состоянии (Гольтфретер, 1934, Фишер, Веймайер, 1933, Нидгем, Уоддингтон и др., 1933, 1934) и даже химически синтезированными стеролами (Нидгем, Уоддингтон и др., 1935).

Следовательно, могут замещаться как материал, образующий нервную систему, так и организатор и, несмотря на это, конечный результат остается постоянным: во всех случаях развивается только нервная система (различной степени совершенства). Естественно возникает вопрос, каким образом и почему два порознь замещаемые начала, попарно комбинируясь, дают один и тот же результат? Где ведущее начало?

Различные авторы этот вопрос решают по-разному. Одни центр тяжести переносят на действие организатора и пытаются выделить единое химическое начало, при-

---

[1] Основные данные Фогта на русском языке изложены в статье Б. И. Балинского, Биологический журнал, т. I, в. 5—6, 1932.

сущее по их мнению всем индукторам. Основным аргументом для такой точки зрения является то обстоятельство, что до сих пор не удалось получить индукцию ни растительными тканями, ни неорганическими веществами. Представителями этой точки зрения до последнего времени (см. ниже) были Нидгем, Уоддингтон и др. Этот взгляд нашел себе поддержку особенно среди исследователей, не работающих в области механики развития.

Однако это решение вопроса мне казалось мало вероятным, так как и при специфическом химическом действии трудно допустить столь широкую замещаемость организатора. Последняя работа Нидгема, Уоддингтона и др. (19 5)[1] утвердила меня в справедливости этого положения. В ней авторы принуждены отказаться от того, что организатор химически специфичен, так как ими была получена индукция химически чистым синтезированным стеролом, но не одним, как они предполагали, а различными.

Другие авторы считают, что на определенной стадии развития, а именно на стадии бластулы и гаструлы вся эктодерма физиологически едина и проходит стадию, на которой вся она, вне зависимости от проспективного значения, может реагировать на различные воздействия только образованием нервной системы [в общей форме Лилли (1929), Гольтфретер (1934) и с некоторыми ограничениями Филатов, Леман (1936)][2].

Признавая значение фактора возраста как момента, определяющего стадию химической диференцировки материала, а следовательно, и его морфогенетические возможности, в данном случае мне кажется, однако, более вероятным другое объяснение.

Постановка вопроса

После того как Шпеман установил зависимость ранних стадий развития нервной системы от организатора, внимание исследователей было направлено главным образом на изучение организатора и его свойств, между тем как материал, образующий закладку нервной системы и его изменения в процессе индукции, изучались сравнительно мало.

Кроме данных Фогта, о которых сказано выше, нескольких работ по механизму нейруляции (Равен, 1931, 1933, Гирсберг, 1924, 1926, Бурема, 1929, отчасти Махемер, 1932, Леман, 1928, 1929, 1932) относительно материала и его изменений в процессе индукции нет почти никаких данных.

Недостаточность существующих объяснений, некоторые неопубликованные наблюдения и, наконец, работа Гирсберга, на которой остановлюсь специально, заставили меня в настоящей работе пойти по совершенно иному пути исследования.

В 1924 г. была напечатана работа Гирсберга, в некоторых частях противоречащая данным Фогта. В этой работе Гирсберга интересует анализ нейруляции с точки зрения ее комплексности. Путем физикохимических воздействий он пытается разложить ее на ряд компонентов и таким путем подойти к анализу причин, действующих в этом процессе. Одновременно автор проводит очень тщательный анализ нормального течения гаструляции и нейруляции. Эта последняя часть работы, главным образом, судьба эктодермы, так как из нее образуется нервная закладка, представляет для нас наибольший интерес.

Нужно сказать, что нормальная эмбриология об изменениях эктодермы Anura, происходящих в процессе гаструляции, говорит очень глухо. Везде указывается, что на стадии бластулы и ранней гаструлы эктодерма состоит из внешнего эпидермального слоя и внутреннего многорядного слоя клеток, полигональной формы — нервного слоя, но дальше стадии ранней гаструлы судьба этих слоев нигде не прослеживается и на схемах эктодерма отмечается сплошной черной линией. Изменения нервного слоя при образовании нервной системы, насколько мне известно, специально не исследованы.

[1] Частично эти же данные были доложены Нидгемом на XV Международном физиологическом съезде в Ленинграде.

[2] Подобную же точку зрения высказал Балинский в тезисах своего доклада на онтогенетической конференции в Москве летом 1935 г.

В современной «динамической» эмбриологии Фогта изменения нервного слоя также не улавливаются. Нанося поверхностные марки на эктодерму бластулы или ранней гаструлы, Фогт не прокрашивает внутреннего слоя, о чем сам вскользь говорит (Roux Arch., Bd. 106, стр. 581, 1925), и, таким образом, фактически не может проследить его изменения. Однако он делает по этому поводу вывод на основании косвенных данных. В процессе гаструляции часть материала, ранее лежавшего на поверхности, вворачивается внутрь, а его место занимает эктодерма, причем площадь, занимаемая ею, при этом сильно увеличивается. Естественно предполагать, что это увеличение поверхности эктодермы происходит за счет размножения клеток. Однако Фогту не удалось обнаружить в эктодерме на этой стадии достаточного количества митозов. На этом основании и на основании того, что поверхностные марки в брюшной области зародыша к концу гаструляции сильно бледнеют, Фогт делает вывод, что увеличение поверхности эктодермы происходит за счет выхода на поверхность клеток нервного слоя, которые, таким образом, увеличивают общую поверхность эктодермы и „разбавляют густоту марки". Нервный слой, благодаря этому процессу, превращается в один ряд очень вытянутых клеток, это и установлено для стадии поздней нейрулы.

Однако такое объяснение не является безусловно очевидным, так как, во-первых, марки вообще не сохраняются долго и после двух, трех дней начинают бледнеть, и, во-вторых, нельзя считать окончательно исключенной возможность размножения клеток эктодермы или увеличения поверхности за счет изменения архитектуры ткани.

Таким образом, Фогт считает, что нервная закладка образуется лишь из части поверхностно расположенной эктодермы. На участие внутреннего слоя эктодермы в образовании нервной системы он не указывает. Так это принимает и большинство исследователей механики развития, основываясь на данных Фогта. Гирсберг сам не обратил внимание на несоответствие своих эмбриологических наблюдений с позднее опубликованными данными Фогта. Исследуя стадии, начиная с бластулы и кончая стадией смыкания нервной пластинки, Гирсберг прослеживает последовательные изменения эктодермы. Он отмечает, что вплоть до стадии средней гаструлы вся эктодерма, и брюшная и спинная части ее, обладает нервным слоем, состоящим из нескольких рядов округлых клеток. Дальше на стадии поздней гаструлы, когда нет еще никаких поверхностных изменений, разрезы показывают, что в области будущей нервной пластинки, т. е. в эктодерме спинной части, эпидермальный слой еще ничем не отличается от эпидермального слоя брюшной части, тогда как во внутреннем слое его имеется уже значительное скопление клеток полигональной формы. Гирсберг подчеркивает, что параллельно с этим увеличением числа клеток нервного слоя на спинной части эктодермы в брюшной эктодерме (т. е. будущем эпидермисе) их число все уменьшается и, наконец, на стадии ранней нейрулы нервный слой здесь состоит уже из одного ряда клеток, которые постепенно вытягиваются и в конце концов становятся едва заметными. На стадии ранней нейрулы, когда появляется нервная бороздка, впервые намечаются изменения клеток поверхностного слоя, которые в процессе нейруляции все увеличиваются. Форма и относительно большая пигментация свидетельствуют об испытываемом ими сильном боковом давлении, создаваемом по мнению Гирсберга нарастающим эпидермисом (дорзальная конвергенция эктодермы в процессе нейруляции). На разрезах они резко отличаются от округлых и многогранных клеток нервного слоя. В процессе нейруляции клетки эпидермального слоя свертываются в трубку и ориен-

тируют вокруг себя вначале бесформенные скопления клеток нервного слоя. Нервный слой всей остальной эктодермы на этой стадии уже едва различим.

На основании этих наблюдений Гирсберг предполагает, что клетки нервного слоя (которыми на стадии средней гаструлы обладает вся эктодерма) стягиваются в область нервной закладки и что это стягивание является одним из ряда моментов, дающих в сумме нейруляцию.

В экспериментальной части работы Гирсберг описывает эмбриона, который, развиваясь в гипертоническом растворе, на стадии хвостовой почки имел эпителий с многорядным нервным слоем и небольшую нервную трубку. Уменьшенный размер нервной трубки Гирсберг в этом случае объясняет тем, что часть клеток нервного слоя, нормально идущих на образование нервной пластинки, в экспериментальных условиях, благодаря повысившейся вязкости тканей, не достигла закладки и осталась в нервном слое. Этот последний факт, повидимому, единичный, является одновременно и единственным доказательством прямой связи нервного слоя с образованием нервной закладки.

То обстоятельство, что факт, противоречащий данным Фогта, был единичным, вероятно, обусловило то, что до сих пор эти данные Гирсберга не обратили на себя должного внимания. Однако, как мы отмечали уже выше, данные Фогта, касающиеся судьбы нервного слоя эктодермы, не являются доказательными, правильнее было бы сказать, что на нервный слой он не обратил внимания. Поэтому мне казалось очень вероятным, что клетки нервного слоя брюшной части эктодермы являются материалом, образующим в нормальном развитии хотя бы часть закладки нервной системы. Если бы это было так, то тогда нет замещаемости материала при экспериментально вызываемых индукциях, так как на стадии ранней и средней гаструлы, когда индукция единственно возможна, вся эктодерма многослойна.

Процесс превращения материала в индуцированную нервную систему исследован недостаточно. Но какой же вид имеют уже сформированные индуцированные образования? При индукции живым организатором на стадии ранней гаструлы в большинстве случаев развивается типичная нервная пластинка, при индукции живым организатором на более поздних стадиях получаются утолщения нервного или даже эпидермального характера. На стадии нейрулы не образуются даже и последние (Махемер, 1932). При индукции же мертвыми тканями на стадии ранней гаструлы в большем проценте случаев формообразование идет атипично; многие случаи таких индукций подобны утолщениям, полученным при индукции живым организатором на стадиях средней и поздней гаструлы. Часто поверхностно нельзя наблюдать никаких изменений и индукцию можно установить лишь на разрезах. Во внутренней части эктодермы образуется утолщение, причем из какого именно материала, неизвестно, но в отдельных случаях есть указания на то, что из нервного слоя; свертывание в трубку отсутствует и полость появляется лишь вторично, а иногда и вообще не образуется. Интересно, что во многих случаях вокруг трансплантата имеется большое количество мертвых клеток хозяина и за ними уже беспорядочное скопление живых клеток. Картины индукции сильно варьируют, что зависит от степени индукции и от стадий операции и фиксации. Такие картины атипичных индукций, описанные во многих случаях Баутцманом, Гольтфретером, Нидгемом и др., наводят на мысль о том, что начальным этапом действия организатора является стягивание материала в закладку; причем так как индукция вызывается

очень разнообразными агентами, то возможно, что это собирание закладки может вызваться неспецифической, цитотропической реакцией материала на инородные включения, аналогичной той, которая наблюдалась Филатовым (1927) при замене слухового пузырька кусочком целлоидина, когда в результате воспалительной реакции, вызванной имплантацией целлоидина, образовалась соединительнотканная капсула или в опыте Леба на рыбке Fundulus при образовании пигментной обкладки вокруг кровеносных сосудов.

В нормальном развитии организатор, отличаясь по своим физико-химическим свойствам от других частей зародыша, согласно общим положениям Чайльда (1921), Бэлами (1919), Вурдемана (1933), Равена (1933) может оказывать некоторое воздействие, которое в начальном этапе своего действия так же собирает закладку и, может быть, активирует размножение клеток. Естественно, что такое действующее начало организационного центра может быть выделено, что отчасти уже и сделано Нидгемом и др. и названо ими «эвокатором». В пользу такого представления говорит наблюдавшееся нами атипичное формообразование нервной трубки при срезании эпителия с нервных валиков на стадии средней нейрулы или при образовании нервной пластинки. В этих случаях временно исключалось давление нарастающего эпителия, поверхностный слой свертывался менее интенсивно и в результате образовывалась не нервная трубка, а беспорядочное скопление клеток, часто без всякой полости. Таким образом, формообразование закладки является вторичным моментом и не зависит непосредственно от организатора. Образование сформированной нервной трубки есть, очевидно, процесс сложный, зависящий от целого ряда моментов (Леман, 1926, 1927, Гольтфретер, 1934) и слагающийся из целого ряда явлений.

Все эти соображения и данные Гирсберга приводят к следующему положению, которое я и пытаюсь доказать в настоящей работе. Вся эктодерма Anura на стадии бластулы, ранней и средней гаструлы обладает нервным слоем, состоящим из нескольких рядов клеток, который является материалом, образующим элементы закладки нервной системы или во всяком случае часть их, причем эктодерма собирается в закладку под действием организатора. Потеря эктодермой способности к образованию индуцированной нервной системы, наступающая на стадии поздней гаструлы, зависит от недостатка на этой стадии в эктодерме строительного материала, т. е. клеток нервного слоя.

Для доказательства этих положений в первую очередь необходимо: 1) повторить эмбриологические наблюдения Гирсберга, 2) доказать, что клетки нервного слоя брюшной эктодермы (т. е. по Фогту презумптивного эпидермиса) в нормальном развитии участвуют в образовании закладки нервной системы и 3) что собирание их в закладку связано с действием организатора.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Материалы и метод

Работа была проведена на различных видах Anura, главным образом Rana temporaria и Rana esculenta на стадиях ранней и средней гаструлы. Anura были выбраны на том основании, что для них имеются более определенные указания о существовании нервного слоя. На этих стадиях на Anura сделано несколько работ Шоте (1930 а и 1930 в) и Шмид-

та Г. А. (1933, 1936) частично Гольтфретера. Большинство же работ проведено на Urodela; объясняется это тем, что у Anura на этих стадиях очень трудно снимается желточная оболочка, тогда как у Urodela сравнительно легко. Однако по способу Шоте, который мне любезно показал Г. А. Шмидт, это оказалось вполне преодолимым препятствием. Больше того, по ходу работы обнаружилось, что Anura представляют сравнительно с Urodela значительное преимущество в том отношении, что они более жизнеспособны и не требуют при выращивании строгой стерильности. Оболочки снимались при помощи остро отточенных глазных пинцетов. Ход операции следующий: сначала удалялась белковая оболочка, начерно ножницами и более тщательно пинцетами в часовом стекле под бинокуляром или на тыльной стороне руки. После этого эмбрион помещался в стерильный раствор Рингера № 1. Здесь, вследствие гипертоничности раствора, желточная оболочка несколько отходит и тем самым облегчает ее последующее удаление. Через 10—15 минут часовое стекло с эмбрионом переносилось под бинокуляр и вся дальнейшая операция проходила уже под бинокуляром. Ножкой пинцета делался неглубокий укол и затем, не вынимая ножки пинцета из ранки, захватывался край разорванной оболочки. При этом важно было подвести ножку под оболочку между ней и эмбрионом так, чтобы не поранить последнего. Зажатый край оболочки оттягивался и в отверстие вводилась ножка другого пинцета и таким же путем захватывался другой край оболочки. После этого второй пинцет слегка оттягивался, оболочка разрывалась и тем самым увеличивалось отверстие. Тогда первый пинцет отпускался, перехватывал оболочку ближе к концу разрыва и оттягивал ее. Отверстие еще больше удлинялось. Затем перехватывал второй пинцет, оттягивал и т. д. до тех пор, пока оболочка не оказывалась разорванной вокруг всего эмбриона и он не выскальзывал из нее. При этом важно было ни на минуту не опускать край оболочки, так как потом его очень трудно найти. Первый укол должен быть очень неглубоким, иначе через ранку начинает вылезать желток; поэтому, если нет специальных возражений, укол удобнее делать в анимальной половине эмбриона, где желтка меньше.

После того как эмбрион освобожден от оболочек, его нужно сейчас же ориентировать, так как без желточной оболочки он сплющивается и позднее это сделать уже невозможно. Небольшие поранения и деформации обычно довольно быстро восстанавливаются. Наконец, последняя трудность заключалась в том, чтобы не допустить прилипания эмбриона ко дну сосуда. Для этого эмбрион время от времени перекладывался стерильной пипеткой в новое стекло. Процент удачных операций не превышал 20.

Подробное описание хода отдельных операций дано в начале каждой серии.

I. ИЗМЕНЕНИЯ ЭКТОДЕРМЫ В ТЕЧЕНИЕ ГАСТРУЛЯЦИИ И НЕЙРУЛЯЦИИ. НОРМАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Исследованы стадии, начиная с бластулы и кончая стадией ранней хвостовой почки у различных видов Anura, в основном Rana temporaria и Rana esculenta. После того как оболочки были сняты, эмбрионы помещались на 20—30 минут в $^1/_3$ нормального рингера, для того чтобы они приняли обычную форму. Затем выбирались неповрежденные, нормальные эмбрионы и фиксировались. Фиксатором служил насыщенный раствор сулемы с уксусной кислотой. В целях максимального сокращения спиртовой проводки часть эмбрионов окраши-

валась на срезах. Схемы—показывают последовательные стадии изменения эктодермы. Они вполне соответствуют тому, что было установлено Гирсбергом.

На стадиях бластулы, ранней и средней гаструлы вся эктодерма состоит из внешнего однорядного слоя цилиндрических клеток эпидермального слоя и внутреннего нервного слоя. Клетки последнего имеют округлую форму и расположены беспорядочно друг над другом в несколько рядов (рис. 1). На стадии поздней гаструлы (не большая желточная пробка, отсутствие нервной пластинки) в эпидермальном слое не наблюдается еще никаких изменений, тогда как в нервном слое они уже значительны. В брюшной части эктодермы нервный слой уменьшился. Местами он состоит из одного ряда еще округлых клеток, между тем как на спинной стороне, с боков от обла-

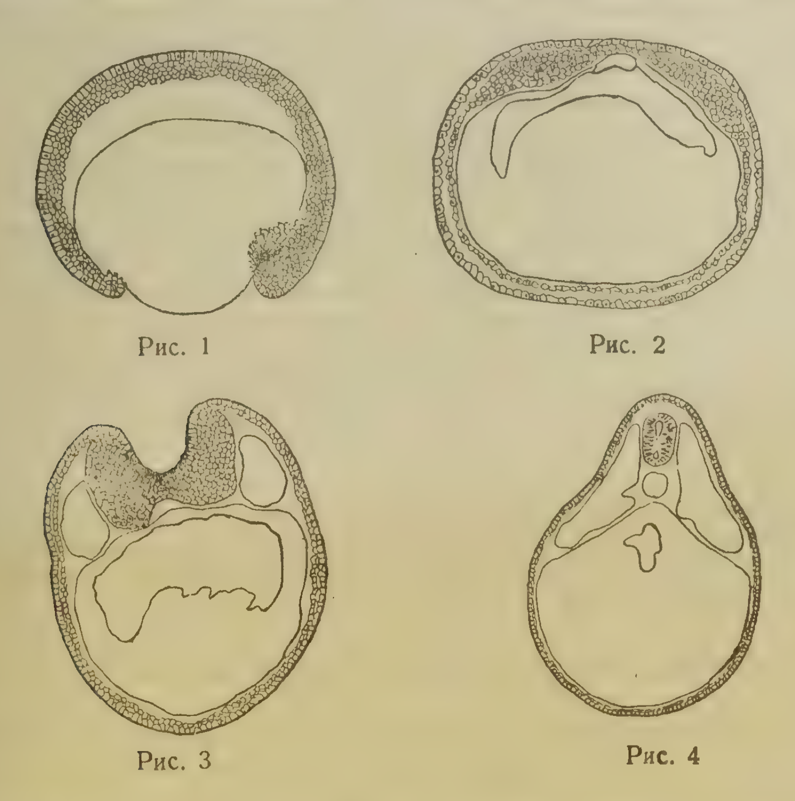


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 3

Рис. 4

сти будущей хорды, плотно примыкающей к эктодерме, количество клеток нервного слоя увеличилось. Рис. 2 представляет поперечный разрез через позднюю гаструлу, или раннюю нейрулу. Мы видим, что „внутренние валики" переместились дорзальнее, уплотнились и приподнялись над общей поверхностью. Эпидермальный слой, заходя на них, образует некоторый угол с остальной поверхностью эпидермиса. В брюшной части нервный слой почти везде состоит из одного ряда еще беспорядочно расположенных клеток. На следующих стадиях (рис. 3) клетки его постепенно вытягиваются и, наконец, на стадии смыкания нервных валиков (рис. 4) он состоит уже из едва заметного слоя очень вытянутых клеток, плотно примыкающих к наружному эпидермальному слою цилиндрических клеток. На стадии ранней нейрулы впервые начинают впячиваться клетки эпидермального слоя. Хорда и плотно примыкающая к ней под нею расположенная эктодерма как бы погружаются внутрь. Цилиндрические клетки вворачивающегося эпидермального слоя удлиняются, некоторые из них вычленяются из общего ряда и погружаются внутрь. Таким образом,

возникает все более уплотняющаяся, многослойная группа определенным образом ориентированных клеток эпидермального слоя, которые вклиниваются в уже имеющуюся массу клеток нервного слоя, образуя ее центральную часть и ориентируя вокруг себя ее клетки (рис. 3). Вклинивающиеся клетки эпидермального слоя резко отличаются от клеток нервного слоя (см. выше) треугольной формой, интенсивной пигментацией и смещением удлиненных ядер вниз клеток.

На всем протяжении нейруляции в закладке нервной пластинки встречаются отдельные митозы. На стадии смыкания нервной пластинки эпидермальная часть закладки замыкается в трубку и вокруг нее располагается остальная масса еще округлых и многогранных клеток. Таким образом возникает нервная трубка.

Нужно заметить, однако, что в некотором небольшом проценте случаев встречаются эмбрионы, у которых внутренний слой эпидермиса сохраняет многослойность на стадии нейрулы и даже еще позднее. На рассмотрении этих случаев мы остановимся ниже специально, сейчас же лишь укажем на них.

Итак, на стадиях бластулы, ранней и средней гаструлы вся эктодерма имеет многорядный нервный слой; к стадии поздней гаструлы в спинной части зародыша он увеличивается, а в брюшной одновременно уменьшается. Эта стадия предшествует стадии появления нервной пластинки на поверхности зародыша и должна быть принята за начальный момент нейруляции. Изменения поверхностного слоя, определяемые как начало нейруляции, наступают позднее.

С другой стороны, как выше уже отмечалось, установлено, что индукция типичной нервной трубки возможна только на стадиях бластулы, ранней и в редких случаях средней гаструлы. Позднее образуются только более или менее похожие на нервную ткань утолщения.

Совпадение во времени этих двух явлений—изменения нервного слоя и возрастных пределов индукции—говорит, как мне кажется, в пользу того, что для образования индуцированной нервной системы нужен нервный слой.

II. УЧАСТИЕ НЕРВНОГО СЛОЯ ЭКТОДЕРМЫ В ЗАКЛАДКЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Серия 1. Повторение опыта Гирсберга с гипертоническими растворами

Ввиду того, что вышеописанные данные опыты Гирсберга являются единственным прямым доказательством участия материала нервного слоя в образовании закладки нервной системы, представлялось интересным повторить их для того, чтобы лично познакомиться с наблюдаемыми при этом явлениями. С этой целью были поставлены опыты, в которых яйца Rana temporaria, взятые из одной кладки, развивались в различных средах различной концентрации. На стадии бластулы эмбрионы в желточной оболочке помещались в растворы двухнормального рингера, трехнормального рингера, 4% раствор тростникового сахара и в дестиллированную воду; контрольные эмбрионы в водопроводной воде развивались очень дружно и имели вполне нормальный вид. Они были зафиксированы на стадии выпрямленного хвоста и образования трех жаберных выростов. Поперечные разрезы через таких эмбрионов показывают, что нервная трубка у них уже имеет характерную диференцировку, а брюшной эпителий состоит из двух слоев—внешнего и едва заметного однорядного внутреннего (рис. 5 А). В двухнормальном рингере эмбрионы сильно отстали в разви-

тии и находились на стадии ранней хвостовой почки. Смыкание нервной пластинки у них было неполное, особенно в области головы. На разрезах нервная трубка обнаруживает различные аномалии в строении, начиная с замкнутой трубки, но меньших размеров и атипичной формы и до совершенно открытых нервных пластинок. Эпителий имеет ненормальное строение. Внутренний слой местами состоит из нескольких рядов округлых клеток, местами образует утолщения или, наконец, состоит из одного ряда вытянутых клеток.

В трехнормальном рингере все эмбрионы погибли, не достигнув стадии гаструлы. В 4% растворе тростникового сахара выжило только три эмбриона, которые к моменту фиксации достигли стадии средней нейрулы. На поперечном разрезе через таких эмбрионов мы видим совершенно открытые нервные пластинки и вполне диференцированные присоски—на развитие последних гипертония не повлияла, очевидно, тормозящим образом. Брюшной эпителий имеет местами многорядный нервный слой. Других аномалий строения незаметно. Наконец, в дестиллированной воде до момента фиксации дожил только один эмбрион. Он имел необычно большие размеры и, достигнув стадии ранней нейрулы в течение 6 дней, дальше не развивался.

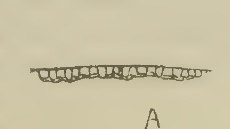


Рис. 5

Таким образом, гипертонические среды, повышая вязкость тканей, вызывают резкие изменения формообразования. В крайних случаях (трехнормальный и четырехнормальный рингер) происходит остановка развития и смерть, в других (двухнормальный рингер) — задержка развития. Помимо такого суммарного действия, гипертония влияет в разной степени на различные части зародыша, нарушает синхронность отдельных процессов развития и тем самым расчленяет их. Так, в двухнормальном рингере в 50% случаев строение брюшного эпителия не вполне соответствует внешнему виду эмбриона и местами сохраняет строение предшествующих стадий, а именно: имеет, правда, не на всем протяжении, многорядный нервный слой (см. рис. 5. Б.). Нервная система у таких эмбрионов атипическая—нервная трубка меньше, чем нервная трубка контроля на том же уровне тела; у всех в головной части не полное смыкание. Последнее говорит за то, что в гипертоническом растворе затрудняется перемещение не только клеток нервного слоя, но и наружного, хотя перемещение последних и затрудняется в меньшей степени. Однако, что очень для нас важно и в чем мы будем иметь случай еще раз убедиться ниже, вышеописанные факты показывают, что дорзальное перемещение внутреннего и наружного слоев происходит независимо друг от друга. Итак, в гипертонических растворах наблюдается относительно меньший размер и атипичность нервной трубки и одновременно присутствие большого количества клеток нервного слоя в эпителии за пределами нервной закладки, что совпадает с данными Гирсберга. Правда, об относительно меньших размерах нервной трубки нужно говорить с большой осторожностью, так как уже отмечалось Равеном (1931), что у одного и того же эмбриона размер нервной трубки и стадии ее смыкания на различных уровнях тела оказываются различными. Как бы то ни было, если эти данные не указывают еще на несомненное участие клеток нервного слоя в образовании закладки нервной системы, они во всяком случае опровергают мнение Фогта об их выходе на поверхность, так как, несмотря на увеличение поверхности эпидермиса в процессе гаструляции и нейруляции, нервный слой здесь все же сохраняет многорядность. Наблюдаемый параллелизм изменений нервной закладки и задержки клеток нервного слоя в брюшном эпителии

говорит в пользу высказанного Гирсбергом мнения об участии клеток нервного слоя в формировании закладки нервной системы, хотя и не доказывает его окончательно.

Данные этого опыта объясняют нам, почему в некоторых случаях встречаются эмбрионы, у которых нервный слой остается местами многорядным на нейруле и даже на стадии хвостовой почки, т. е. на тех стадиях, на которых у подавляющего большинства эмбрионов он однорядный. Факт, указанный нами выше при исследовании типичного развития. На основании данных опыта с гипертоническими растворами можно думать, что многорядность эпителия в этих случаях зависит от того, что эмбрионы случайно развивались в несколько гипертонической среде, создавшейся благодаря испарению.

Серия 2. Маркировка нервного слоя кармином

Маркировка нервного слоя производилась при помощи зернышек кармина. Метод этот употреблялся уже Филатовым (1930) и Поповым (1934) и имеет то преимущество, что карминовые зерна долго сохраняются и хорошо фиксируются. Операция производилась следующим образом: на стадии ранней гаструлы в области будущего эпидермиса делалось кончиком фишеровского ножичка несколько неглубоких, точечных поранений так, чтобы по возможности повредить только поверхностный слой, затем при помощи очень тонкого капилляра в ранку вводились зернышки карминовой пыли. Кармин предварительно обрабатывался эфиром, затем растирался в порошок и приготовлялась густая кашица.

После того как кармин набирался в капилляр, последний снаружи тщательно очищался от поверхностно прилипшего кармина. Затем эмбрион перекладывался в чистое стекло со свежим рингеровским раствором. Так как бо́льшая часть внесенного в ранку кармина вскоре выталкивается, то в течение первых пяти часов рингер менялся через каждые полчаса-час.

Ввиду того что ранка быстро затягивается и позднее ее место определить уже не представляется возможным, и так как важно было быть уверенным, что она была сделана именно в области будущего эпидермиса, ее место поверхностно отмечалось витальной маркой; для этого, как только ранка начинала затягиваться, на нее клался кристаллик Nilblauhydrat и затем быстро удалялся; такая поверхностная марка сохранялась вплоть до стадии смыкания нейрулы и, таким образом, позволяла определить место карминовой маркировки. Часть эмбрионов фиксировалась через час после внесения кармина, другая выращивалась до стадии средней или ранней нейрулы и, наконец, несколько эмбрионов было доведено до стадии выпрямленного хвоста.

На срезах эмбрионов, зафиксированных через час после маркировки, ви но, что весь оставшийся кармин заключен внутри клеток. Таким образом, перемещение карминовых зерен возможно только при перемещении содержащих их клеток. Свободных зерен кармина нет—они, очевидно, вытолкнуты. Исключением являются наблюдавшиеся в 2 случаях большие глыбки кармина, окруженные со всех сторон многочисленными клетками. В этих случаях глыбки были, очевидно, настолько велики, что не могли быть заглочены клеткой; вместо этого они как бы инкапсулировались целой группой клеток. Все карминовые зерна расположены около места поранения, а большинство их содержится в клетках нервного слоя. Единичные (1, 2 зер-

на) находятся в клетках эпидермального слоя, около места маркировки и столько же в близлежащих желточных клетках. Таким образом, путем внесения кармина, действительно, удается отметить клетки нервного слоя и, следовательно, для наших целей этот метод может быть использован.

Возникает вопрос где же будут находиться заглотившие кармин клетки нервного слоя презумптивного эпидермиса на стадии нейрулы—в поверхностном слое эпидермиса, как предполагает Фогт, или в закладке нервной системы.

На некоторых срезах через эмбрионов, зафиксированных на стадии ранней и средней нейрулы, удается обнаружить среди клеток, составляющих закладку нервной системы, отдельные клетки с карминовыми включениями (рис. 6). Такие клетки были найдены у 5 из 6 эмбрионов. Несколько клеток с карминовыми зернами было найдено в нервном слое вне нервной закладки, частью выше, частью на месте маркировки. Эти клетки показывают путь перемещения клеток нервного слоя. Поверхностная марка, отмечающая место карминовой маркировки, на стадии нейрулы во всех случаях находилась в каудальной части брюшного эпидермиса. Если не считать единичных зерен кар-

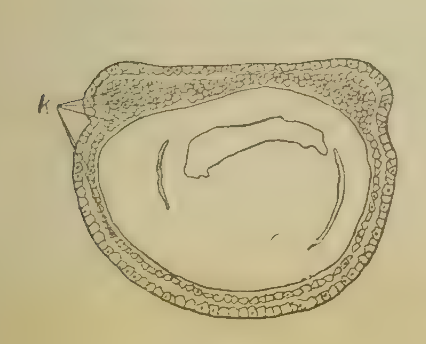
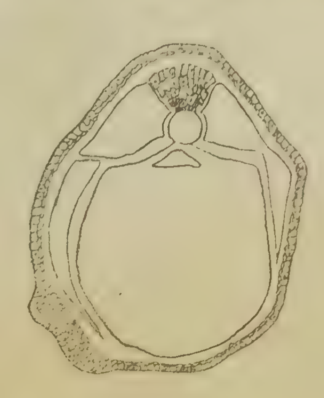


Рис. 6


Рис. 7

мина в желточных клетках, в других тканях, в том числе в эпидермальном слое, карминовых зерен найдено не было.

Таким образом, приходится сделать вывод, что клетки нервного слоя в течение гаструляции и нейруляции перемещаются независимо от эпидермального слоя и что во всяком случае часть клеток нервного слоя презумптивного эпидермиса участвует в образовании закладки нервной системы, что и требовалось доказать. Утверждения Фогта этот опыт не подтвердил.

Укажу здесь кратко на случаи, при которых в результате слишком интенсивной маркировки кармином или в результате введения слишком крупных зерен на стадии смыкания, когда весь нервный слой нормально состоит из одного ряда очень вытянутых клеток, на месте маркировки наблюдается значительное скопление клеток нервного слоя, индентичное картинам палисадных индукций (рис. 7). Те же местные увеличения нервного слоя, но в меньшей степени, наблюдались и при пролежнях. Эти случаи говорят, как мне кажется, о большой подвижности клеток нервного слоя и неспецифичности стимулов, вызывающих их скопления. Это обстоятельство должно быть принято во внимание при рассмотрении данных относительно мертвых организаторов. Но если клетки нервного слоя участвуют в закладке нервной системы, то возникает следующий вопрос: в какую часть будущей нервной

системы они развиваются и в какую часть развивается материал эпидермального слоя, отмеченный Фогтом? Этот вопрос остается пока открытым.

III. ЗАВИСИМОСТЬ ИЗМЕНЕНИЙ НЕРВНОГО СЛОЯ ОТ ОРГАНИЗАТОРА

В предыдущих отделах работы было показано, что изменения нервного слоя в типичном развитии идут параллельно с потерей эктодермой способности отвечать на индуцирующее воздействие образованием нервной системы и что клетки нервного слоя презумптивного эпидермиса входят в состав нервной закладки. Но если это так, то тогда уменьшение нервного слоя в процессе гаструляции и нейруляции зависит не от увеличения общей поверхности эпидермиса, как говорит Фогт, а непосредственно от действия организатора. Для того чтобы проверить это положение, была поставлена следующая серия опытов: на стадии ранней или средней гаструлы сращивались две брюшные половины эмбрионов Rana esculenta. Эмбрионы разрезались по меридиану, отмечающему на картах Фогта границу между презумптивным эпидермисом и презумптивной нервной пластинкой. Затем брюшная часть (т. е. будущий эпидермис и часть энтодермы) одного эмбриона сращивалась с соответственно ориентированной брюшной частью другого эмбриона. Они прикладывались друг к другу поверхностями разрезов и на полчаса прижимались с боков стеклянными пластинками. Полученные таким образом зародыши содержат презумптивный эпидермис, энтодерму и небольшое количество мезодермы боковой пластинки, но не содержат ни презумптивной нервной пластинки, ни области организатора. Как установлено Шпеманом (1931), эпидермис в таких условиях сохраняет тенденцию к увеличению поверхности, обрастает инвагинирующую энтодерму и иногда даже складывается в складки. Таким образом, у подопытных эмбрионов исключалось только влияние организатора, процесс же увеличения поверхности эпидермиса имел место. Если уменьшение нервного слоя сопутствует как необходимый момент увеличению поверхности эпидермиса, то мы должны будем констатировать его и в нашем опыте сращивания брюшных половин зародышей. Если же это уменьшение зависит от того, что элементы нервного слоя увлекаются организатором в состав нервной закладки, то нервный слой в сращенных брюшных половинах должен остаться многослойным и на поздних стадиях. Для разрешения этого вопроса абсолютно гладко сросшиеся брюшные половины доводились до возраста, соответствующего стадии поздней нейрулы или ранней хвостовой почки у контрольных нормальных эмбрионов, т. е. до той стадии, на которой нервный слой нормально представлен одним рядом очень вытянутых клеток. Такие подопытные зародыши сохраняли округлую форму и различались лишь разной степенью обрастания эктодермы. Фиксировались сулемой + уксусная кислота и окрашивались тотально борным кармином.



Рис. 8

Разрезы показали, однако, несколько неожиданную картину (рис. 8). Внутренний слой на них не соответствует ни многорядному нервному слою средней гаструлы, ни едва заметному нервному слою, характерному для соответствующей стадии нормальных эмбрионов. Он состоит из ряда местных неоформленных утолщений в отдельных частях зародыша, соединенных одним рядом удлиненных клеток или несколькими рядами округлых, беспорядочно расположенных клеток.

Таким образом, в отсутствии организатора нервный слой не становится на всем протяжении однорядным, но он не остается и таким, каким он был на стадии ранней гаструлы.

Если учесть подвижность клеток нервного слоя, их способность передвигаться независимо от внешнего слоя и многообразие возможных влияний, вроде давлений, пролежней и т. д., то полученные картины становятся понятными. Действительно, в отсутствии организатора клетки нервного слоя, если не все, то большая часть их сохранились в нем, но сместились, образовав местами тонкий однорядный слой, а местами утолщения.

То же показывают разрезы через сращенные брюшные половины, полученные Филатовым Д. П. (работа не опубликована).

Мы имеем здесь интересное явление, свойственное многим органогенезам и заключающееся в том, что в отсутствии основного неспецифического фактора, действующего в данном процессе, в том же направлении начинают действовать другие факторы, ранее подавлявшиеся единым началом, т. е. явление, близкое к тому, которое Чайльд определяет как доминирование и подчинение.

Обсуждение

Вышеописанные факты позволяют иначе объяснять результаты опытов Шпемана и Руд (1923). Изучая регулярные свойства гаструл, Шпеман и Руд установили, что если на стадии ранней гаструлы разрезать эмбриона фронтально, то в спинной половине нервная система развивается пропорционально общим размерам тела. Если же операцию произвести на поздних гаструлах, то нервная система оказывается непропорционально большой. Шпеман и Руд объясняют это тем, что на стадии поздней гаструлы утрачивается регуляционная способность. Но что это значит? Данные, полученные в настоящей работе, позволяют рассматривать это следующим образом. При удалении на стадии ранней гаструлы каждый участок эктодермы имеет одинаковое количество элементов нервной закладки; поэтому, чем меньшая часть эктодермы входит в состав зародыша, тем меньше приносит она элементов, образующих в будущем нервную пластинку. Таким образом, в этих случаях пропорциональность размеров нервной пластинки общим размерам эмбриона неизбежна. Иначе обстоит дело при удалении участков на стадии поздней гаструлы. Здесь мы имеем эктодерму уже качественно неравноценную — элементы нервной закладки все или почти все собраны уже в спинной половине, и сколько бы мы ни удаляли эктодермы брюшной половины, количество нервных элементов не уменьшится, а уменьшится лишь общий размер эмбриона, т. е. получится диспропорция размеров. Однако в объяснении этих данных мы забегаем несколько вперед, так как работа Шпемана и Руд проведена на Urodela, тогда как наши данные получены пока только на Anura.

Вопрос существования нервного слоя эктодермы у Urodela дискуссировался до последнего времени и был решен как будто в отрицательном смысле (Леман, Гирсберг). Однако в последних работах встречаются вполне определенные указания относительно наличия нервного слоя у Urodela.

Как бы то ни было, но длительность дискуссии и, наконец, аналогичность процессов индукции у Anura и Urodela (Schote) требуют пересмотра вопроса о презумптивном материале нервной системы у Urodela.

В заключение нельзя обойти молчанием следующий вопрос: устанавливая существование нервного слоя во всей эктодерме, опре-

деляя его как презумптивный материал нервной системы и отвергая тем самым ограниченность презумптивного нервного материала, устанавливаемую Фогтом, мы оставили в стороне те случаи, при которых нервные элементы развиваются из презумптивной мезодермы, как то имеет место в опытах Фогта (1928), Брунса (1931), Лопашова (1934), и Тэндури (1936). Как объяснить развитие нервных элементов в этих случаях? Не нарушают ли они стройность общей картины? Мне кажется, что нет и вот на каком основании. На стадии гаструлы не только мезодерма может образовать эктодермальные диференцировки (как это имело место в вышеназванных опытах), но и эктодерма дает мезодермальные элементы и не в виде исключения, а регулярно в нормальном развитии (Равен, 1933, Сроун, 1928). Следовательно, на этой стадии резкой генетической границы между ними нельзя провести. Больше того, мне кажется очень вероятным предположение, впервые высказанное по этому поводу Филатовым (на докладе настоящей работы в Институте экспериментальной биологии), что клетки нервного слоя по характеру их, форме и подвижности стоят ближе к мезодермальным элементам, чем к эктодермальным; их можно было бы определить как мезодермальные клетки, обладающие большой подвижностью, и так же как соединительнотканные элементы, реагирующие воспалением на инородные влияния.

ВЫВОДЫ

Настоящая работа представляет исследование источников материала, образующего закладку нервной системы у Anura в связи с вопросом о действии организатора.

1. Нормально эмбриологическое исследование гаструляции и нейруляции подтвердило данные Гирсберга. Установлено, что на стадиях ранней и средней гаструлы вся эктодерма имеет многорядный нервный слой. На стадии поздней гаструлы на спинной стороне зародыша имеется значительное увеличение нервного слоя, а на брюшной — одновременное уменьшение его. Начиная со стадии поздней гаструлы, брюшная часть эктодермы сохраняет однорядный нервный слой. Увеличение объема нервного слоя на спинной стороне нужно считать начальным моментом нейруляции. Поверхностные изменения эктодермы наступают позднее.

2. Эктодерма на стадиях ранней и поздней гаструлы качественно неодинакова.

3. Совпадение во времени уменьшения нервного слоя в брюшной эктодерме и потери ею способности образовывать индуцированную нервную систему говорит в пользу того, что нервный слой необходим для развития нервной системы.

4. Повторение опыта с гипертоническими средами Гирсберга подтвердило его данные; в гипертонической среде нервный слой эктодермы местами на брюшной стороне сохраняет многорядность и на поздних стадиях, причем наблюдаются дефекты в развитии нервной системы.

5. В процессе гаструляции и нейруляции нервный и эпидермальный слои эктодермы перемещаются независимо друг от друга.

6. Клетки нервного слоя отличаются большой подвижностью и образуют скопление под воздействием совершенно неспецифических факторов, какими являются давление и введение кармина. Это должно быть принято во внимание при рассмотрении данных относительно мертвых организаторов.

7. При помощи карминовой маркировки удалось установить, что часть клеток нервного слоя брюшной части эктодермы, презумптив-

ного эпидермиса в нормальном развитии перемещается к спинной стороне и входит в состав закладки нервной системы. Таким образом, на стадиях бластулы, ранней и средней гаструлы вся эктодерма имеет презумптивный материал нервной системы, и следовательно, если это подтвердится, то в топографическую карту зачатков органов у Anura Фогта должна быть внесена соответствующая поправка.

8. При образовании индуцированных нервных систем из презумптивного эпидермиса (по карте Фогта), повидимому, нет замещения материала, так как они развиваются из части презумптивного материала нервной системы—нервного слоя.

9. Перемещение клеток нервного слоя в закладку нервной системы при типическом развитии происходит под воздействием организатора и без него отсутствует. Это обстоятельство и картины искусственных индукций позволяют считать собирание клеток нервного слоя в закладку начальным этапом действия организатора.

10. Потеря эктодермой поздней гаструлы способности образовывать под воздействием организатора вторичную нервную систему связана, очевидно, с ограничением количества имеющегося в ней презумптивного материала — клеток нервнаго слоя, вследствие перехода части их и закрепление за нормальной закладкой.

В заключение приношу искреннюю благодарность Дмитрию Петровичу Филатову за общее руководство и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балинский Б. И. Гаструляция и зародышевые листки в свете новейших экспериментальных данных, Биол. журн., т. I., вып. 5—6, 1932. — 2. Bautzmann H. Experimentelle Untersuchungen über die Induktionsfähigkeit von Chorda und mesoderm bei Triton, Roux' Arch., 114, 1928. — 3. Bautzmann H., Holtfreter E., Spemann H. und Mangold. Versuche zur Analyse der Induktionsmittel in der Embryonalentwicklung, Naturwiss., 20, 11, 51, 1932. — 4. Bellamy A. Differential susceptibility as a basis for modification and control of development in the frog, I, Biol. Bull., XXXVII, 1919. — 5. Boerema. Die Dynamik des Medullarrohschlusses, Roux' Arch., Bd. 115, 11, 4/5, 1929. — 6. Bruns E. Expriemente über das Regulationsvermögen der Blastula von Triton taeniatus und Bombina or pachypus, Roux' Arch., Bd. 123, 1931. — 7. Child. The origin and development of the nervous system, Chicago the University of Chicago press, 1921. — 8. Filatov D., Aktivierung des Mesenchyms durch eine Ohrblase und einen Fremdkörper bei Amphibien, Roux' Arch., Bd. 110, H. 1, 1927. — 9. Filatov D. Uber die Wechselbeziehungen des Epithels und des Mesenchyms einer vordern Extremitätenknospe beim Axolotl, Roux' Arch., Bd. 121, 6, 1930. — 10. Fischer und Wehmeier. Zur Kenntnis der Induktionsmittel in der Embryonalentwicklung, Naturwiss., H. 27, 1933. — 11. Geinitz B. Embryonale Transplantation zwischen Urodeln und Anuren, Roux' Arch., Bd. 106. 1925. — 12. Giersberg H., Neurulation bei Rana und Triton, Roux' Arch., Bd. 103, H. 3/4, 1924. — 13. Giersberg H., Neue Untersuchungen zur Neurulaton bei Rana und Triton, Roux' Arch, Bd. 107, H. 1, 1926. — 14. Harrison, Some difficulties of the Determinationsproblem, Amer. Natur., Nr. 711, 1933. — 15. Holtfreter I., Ueber histologtsche Differenzierungen von isoliertem Material jungster Amphibienkeime, Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1929. — 16. Holtfreter, Ueber die Aufzucht isolierter Teile des Amphibienkeimes, 11. Züchtung von Keimen und Keimteilen in Salzlösung, Roux' Arch., Bd. 1 4, H. 2, 1931. — 17. Holtfreter I., Nicht typische Gestaltungsbewegungen sondern Induktionsvorgänge bedingen medullare Entwicklung von Gastrulaektoderm, Roux' Arch., Bd. 127, 1933. — 18. Holtfreter I. Der Eintluss von Wirtsalter und verschiedenen Organbezirken auf die Differenzierung von angelagertem Gastrulaektoderm. Roux' Arch., Bd. 127, 1933. — 19. Holtfreter I., Nachweis der Induktionsfähigkeit abgetöteter Keimteile, Roux' Arch., Bd. 128, 1933. — 20. Holtfreter I., Organisierungsstufen nach regionaler Kombination von Entomesoderm mit Ektoderm, Biol. Zentralblatt., Bd. 53, H. 7/8, 1933. — 21. Holtfreter I., Eigenschaften und Verbreitung induzierender Stoffe, Naturwiss., Bd, 21. 1933. — 22. Holtfreter I., Der Einfluss thermischer, mechanischer und chemischer Eingriffe auf die Induktionsfähigkeit von Triton-Keimteilen, Roux' Arch., Bd. 132, 1934. — 23. Holtfreter I., Ueber dei Verbreitung induzierender Substanzen und ihre Leistungen im Tritonkeim, Roux' Arch., 132, 1934. — 24. Holtfreter I., Morphologische Beeinflussung von Urodelenektoderm bei xenoplastischer Transplantation. Roux' Arch., Bd. 133, 1935. — 25. Lehmann F., Entwicklugsstörungen in der Medullaranlage von Triton, erzeugt durch Unterlagerungsdefekte, Roux' Arch., Bd. 108, 1926. —

26. Lehmann F., Die Bedetung der Unterlagerung für die Entwicklung der Medullarplatte von Triton. Roux' Arch., Bd. 113, 1928. — 27. Lehmann F., Die Entwicklung des Anlagenmusters in Ektoderm der Tritongastrula, Roux' Arch., Bd. 117, 1929. — 28. Die Beteiligung von Implantats und Wirtsgewebe bei der Gastrulation und Neurulation induzierter Embryonalanlagen. Roux' Arch., Bd. 125, 1932. — 29. Lechmann, Further studies on the morphogenetic rôle of the somites in the development of the nervous system of Amphibians, J. Exp. Zool., 49, 1927. — 29a. Lehmann F., Selektive Beeinflussung frühembryonaler Entwicklungsvorgänge bei Wirbeltieren, Natururss, H. 26. 1936. 30. Lillie F., Embryonic segregation and its rôle in the life history, Roux' Arch., Bd. 118, 1929. — 31. Лопашов Г. Экспериментальные исследования развития амфибии в течение гаструляции., Биол. журн., т. II, в. 6, 1933. — 32. Он же, Превращение презумптивной мезодермы в части мозга у зародышей тритона, Биол. журн. т III, в. 2, 1934. — 33. Machemer H. Experimentelle Untersuchung über die Induktionsleistungen der oberen Urmundlippe in älteren Urodelenkeimen, Roux' Arch, Bd. 126, H. 3, 1932. — 34. Mangold, Das Determinationsproblem, Erg. Biol., 3, 1928. — 35. Попов В; В. К вопросу о гетерогенной индукции конечности у Triton taeniatus leid., Биол. журн., т. III., в. I, 1934. — 36. Raven Ch. Zur Entwicklung der Ganglienleiste. II. Die Kinematik der Ganglienleistenentwicklung bei den Urodelen, Roux' Arch., Bd. 125. H. 2 3, 1931. — 37. Raven Ch., Zur Entwicklung der Ganglienleiste 2. Ueber das Differenzierungsvermögen des Kopfganglienleistenmaterials von Urodelen. Roux' Arch., Bd. 129, 1933. — 38. Raven Ch., Zur Entwicklung der Ganglienleiste. 3. Die Induktionsfähigkeit das Kopfganglienleistenmaterials von Rana fusca, Roux' Arch., Bd. 130, H. 3/4, 1933. — 39 Raven Ch., Experimentelle Untersuchnugen über den Glykogenstoffwechsel des Organisatorszentrums in der Amphibiengastrula. I Proceed. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, vol. 36, 1933. — 40. Rund und Spemann H. Die Entwicklung isolierter dorsaler und lateraler Gastrulahälften von Triton taeniatus und alpestris, ihre Regulation und Postgeneration, Roux' Arch., Bd. 52. 1922. — 41. Schmidt G. A., Schnürungs- und Durchschneidungsversuche an Anurenkeim, Roux' Arch., Bd, 129, H. I, 1933.—41a — Шмидт Г. А. Детерминация осевых органов у бесхвостых земноводных. Зоол. ж., 1936. IXV. В. 2. — 42. Schotte O., Der Determinationszustand der Anurengastrula, Roux' Arch., Bd. 122, 1930a. — 43 Schotte O., Transplantationsversuche über dDetermination der Organanlagen von Anurenkeim, I. Allgemeines und Technik der Transplantation, Roux' Arch., Bd. 123, 1930b. — 44. Spemann H. Ueber den Anteil von Implantat und Wirtckeim an der Orientierung und Beschaffenheit der induzierten Embryonalanlage, Roux' Arch., Bd. 123, 1931. — 45. Spemann H., und Bautzmann, Ueber Regulation von Tritonkeimen mit Ueberschüssigen und fehlenden medianem Material, Roux' Arch., Bd. 110, 1927. — 46. Stone L., Experiments showing the rôle of migration neural crust (mesectoferm) in the formation of hand skeleton and loose connective tissue in R. palustris, Roux' Arch., Bd. 118, 1929. — 46a. Töndury G., Beiträge zum Problem der Regulation und. Indukton, Roux' Arch., B. 134, H. I, 1936 г. — 47. Umansky E., Ueber Induktion der Medullarplatte bei Triton taeniatus durch Implantation von Regenerationsblastem in die Blastula, Zoöl. Anz., 97, H. 9/10, 1932.—48. Vogt W., Mosaikcharakter und Regulation in der Frühentwicklung des Amphibieneies, Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1928.—49. Vogt W., Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. I. Teil. Methodik und Wirkungsweise der örtlichen Vitalfärbung mit Agar als Farbträger. Roux' Arch., Bd. 106, 1925. — 50. Vogt W., Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. II Teil Gastrulation und Mesodermbildung bei Urodelen und Anuren Roux Arch., Bd. 120, 1929. — 51. Waddington I. Needham. Nowinsky D., Needham R., Lemberg, Active Principle of the Amphibian Organisation Centre, Nature, vol. 134, July 21, 1934. — 52. Waddington I. Needham, Nowinsky and Lemberg, Studies on the Nature of the Amphibian Organisation Centre, Proc. Roy. Soc., series B., vol. 117, 1935. — 53. Weiss P., Functional adaptation and the role of ground substances in the development. Amer Naturalist, vol, LXVII, 1933. — 54. Woerdeman N. W.. Über die chemischen Prozesse bei der embryonalen Induktion. Proceed. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, vol. 36, Nr. 2, 4, 5, 9, 1933.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS DIE NERVENSYNTEMANLAGE BEI ANUREN BILDENDE MATERIAL IN ZUSAMMEHANG MIT DER FRAGE ÜBER DIE WIRKUNG DES ORGANISATORS

Dettlaff T.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit bezweckt eine Untersuchung der Quellen des die Nervensystemanlage bei Anuren bildenden Materials in Zusammenhang mit der Frage uber die Wirkung des Organisators.

1. Eine normal embryologische Untersuchung über die Gastrulation und die Neurulation hat die Ergebnisse von Giersberg bestätigt. Es wurde festgestellt, dass das ganze Ektoderm in den Stadien früher und mittlerer Gastrula eine vielreihige Neuralschicht besitzt. Im Stadium späterem Gastrula findet eine erhebliche Neuralschichtverdickung auf der dorsalen Seite des Embryos statt und eine gleichzeitige Verringerung derselben auf der ventralen Seite. Von dem Stadium später Gastrula an behält der ventrale Teil des Ektoderms eine einreihige Neuralschicht. Die Volumenvergrösserung der Neuralschicht auf der dorsalen Seite muss als Ausgangsmoment der Neurulation betrachtet werden. Die Oberflächenveränderungen treten später auf.

2. Das zeitliche Zusamementreffen der Neuralschichtsverminderung im ventralen Ektoderm mit dem Verlust seiner Induktionsfsähigkeit spricht dafür, dass die Neuralschicht für die Entwicklung des Nervensystems unumgänglich ist.

3. Die Wiederholung des Versuchs mit hypertonischen Medien von Giersberg hat dessen Angaben bestätigt, dass nämlich die Ektodermneuralschicht in hypertonischem Medium ihre Vielreihigkeit auf der ventralen Seite auch in späten Stadien bewahrt, wobei sich Defekte in der Nervensystementwicklung beobachten lassen.

4. Im Gastrulations- und Neurulationsprozess verschieben sich die Neural-und Epidermalschichten des Ektoderms unabhängig voneinander.

5. Die Neuralschichtzellen zeichnen sich durch eine grosse Beweglichkeit aus und bilden Anhäufungen unter der Wirkung durchaus unspezifischer Faktoren, wte Druck, Karmineinführung. Dieser Umstand muss bei der Analyse der Ergebnisse mit einem toten Organisator berücksichtigt werden.

6. Mit Hilfe von Karminmarkierung ist es gelungen, festzustellen, dass ein Teil der Neuralschichtszellen des ventralen Teils des Ekuoderms, der präsumptiven Epidermis, sich bei normaler Entwicklung nach der dorsalen Seite hin verschiebt und der Nervensystemanlage einverleibt wird. Also enthält das ganze Ektoderm in den Stadien der Blastula und früher Gastrula präsumptives Nervensystemmaterial.

7. Bei der Bildung induzierter Nervensysteme aus präsumptiver Epidermis (nach Vogts Karte) findet offenbar kein Ersatz des Materials statt, da sie sich aus dem präsumptiven Nervensystemmaterial, der Neuralschicht, entwickeln.

8. Die Verschiebung der Neuralschichtzellen in die Anlage des Nervensystems bei typischer Entwicklung findet unter der Wirkung des Organisators statt und fehlt bei Abwesenheit des letzteren. Dieser Umstand und die Bilder künstlicher Induktionen erlauben das Ansammen der Neuralschichtzellen zur Anlage als die Ausgangsstufe der Wirkung des Organisators anzusehn.

9. Der Verlust seitens des Ektoderms später Gastrula der Fähigkeit, das sekundäre Nervensystem unter Wirkung des Organisators zu bilden, ist offenbar nicht mit den gesamten physiologischen Veränderungen des Ektoderms verbunden, sondern mit der Beschränktheit der Menge des darin vorhandenen präsumptiven Materials, der Neuralschichtzellen, infolge des Ueberganges eines Teiles derselben in die normale Anlage.

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ СТАЦИОНАРНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ НА ЮГЕ УКРАИНЫ

Н. П. Наумов

(Сообщение второе) [1]

Лаборатория зоологии позвоночных Института зоологии МГУ

В течение двух лет (с апреля 1934 г.) путем регулярных повторных посещений производятся наблюдения над мышевидными грызунами в Южноукраинских степях (Бердянский район Днепропетровской области).

Стационарный пунк расположен в 40 км севернее г. Бердянска в зоне „степей Бердянско-Мариупольского массива" (Н. Соколов), названных Е. Лавренко „красочным типце-ковыльником". Существовавшая здесь доагрикультурная растительность почти полностью исчезла. Большая часть степи распахана. Оставшиеся нетронутыми отдельные разобщенные и небольшие куски целины настолько изменены выпасом скота, что особенности их растительного покрова в значительной мере нивелированы.

За время с апреля 1934 г. по ноябрь 1935 г. собран следующий материал

Время работ	Произведен учет		Выловлено					
	число площадок	Схвачена площадь в га	серой полевки	степн. пеструшки	обществ. полевки	курганч. мыши	лесной мыши	серого хомячка
14.IV—17.VI.1934	39	14,0	539	22	5	95	21	2
23.X—6.XI.1934	18	14,5	57	42	21	24	9	2
23.II—3.III.1935	41	21,6	15	11	—	—	—	
1.V—1.VIII.1935	166	79,7	83	287	—	39	—	17
26.X—3.XI.1935	35	17,5	34	105	—	17	—	2
Всего	299	147,3	728	452	26	175	30	24

[1] См. Наумов Н. П., К вопросу о стандартном распределении мышевидных грызунов, Ученые записки МГУ, в. 5, 1936.

На участке площадью примерно в 1 000 га в основных типах стаций (местообитаний), описанных ниже, дважды или трижды в год производились учеты численности мышевидных грызунов и количества их нор. На учетных площадках производилась сплошная раскопка нор и вылов всех зверьков.

Распределение мышевидных грызунов изучалось отдельно в каждом из семи нижеперечисленных участков, отличавшихся растительным покровом, микро- и мезорельефом.

Первый представляет собой молодую (7 — 10 лет) залежь, расположенную плакорно на полого падающем к реке плато. Растительный покров состоит из живородящего мятлика (Poa bulbosa) (Bromus tectorum) cop 1—sp. пятен пырея (Agropyrum repens) диаметром в 10 — 15 м, молочая (Euphorbia Gerardiana) cop 1—sp., густого покрова из василька (Centaurea diffusa) soc—cop 1, дающего аспект, и примеси полынка (Artemisia austriaca) cop 2—sp. Залежь в отдельных своих частях довольно однообразна.

Второй представлен более старой залежью (15—20 лет)

Таблица 1. Средние плотности нор мышевидных грызунов (в среднем на 1 га)

Местообитания (стации)	1.V—23.V 1934		23.X—6.XI 1934		23.II—5.III 1935		7.V—16.V 1935		4.VI—10.VI 1935		25.VI—4.VII 1935		20.VII—29.VII 1935		29.X—3.XI 1935	
	Жилых	Всего	Жилых	Всего	Жилых	Всего	Жилых	Всего	Жилых	Всего	Жилых	Всего	Жилых	Всего	Жилых	Всего
Молодая залежь (с васильком)	61,4	145,2	60	136,4	42	13	2,7	12	8,6	14,8	11,7	22,3	9,5	39	14	36
Старая залежь (с полынком)	96	117,2	15,6	59	6,8	38,6	5,5	23,5	5,7	17,7	21	24	19,7	37,7	23,4	51,2
Целина (под выпасом)	35,4	53,4	15	31,2	5,7	19,1	7	14	13,2	20,6	24,5	32,5	30,3	48,8	51,1	86,5
Балки и долина реки	89	181,4	86	113,2	52	121,1	5,3	12	8,5	11	11	24,5	23	41	46	72,8
Курганы среди пашен	40	90	50	80	28	65	5	37	11,5	32	30	63,5	58	91,4	—	—
Полевые дороги	32	80	138	150	21	51	12	40	24	52	40	78,6	39	61,1	18,6	65,5
Пашни	48	159	8	10	8	17,4	6,8	9,2	11,5	21,5	16	47,5	22	32,6	40,7	109,7

с доминированием полынка и молочая. Из злаков здесь встречаем костры (Bromus tectorum и B. squarosus) cop 3—sp., пырей (Agropyrum repens) cop 1—sol. и реже мятлик (Poa bulbosa).

Третий участок — балки и долина реки — представляет уже комплекс ассоциаций, узкими лентами вытянутых одна подле другой.

Река промыла себе русло в кристаллических породах (граниты, сиениты), поэтому ее долина узка, мало разработана и не имеет значительных луговых участков. Берега изрезаны многочисленными балками трех типов. Первый из них представлен узкими и глубокими оврагами с увлажненными тальвегами. Второй — более мелкими балками со смытыми глинистыми или щебнистыми склонами, слабо или почти совсем незадернованными. Наконец, третий тип балки с мягкими очертаниями и склонами, в большей или меньшей степени задернованными растительностью. С самого начала работы была очевидна бессмысленность разделения комплекса балок и долины, и, несмотря на резкие различия в растительном покрове, они рассматривались как одно местообитание (стация). Русла балок и заливная терраса реки заняты ассоциациями Poa pratensis и Agropyrum repens, в которую пятнами вклинивается бурьянники из чертополохов, дикой конопли, Eryngium и других сорняков, образующие густые заросли почти в рост человека вышиной.

Склоны покрыты разнотравьем из Cichorium intibus, Plantago sp, Convolvulus arvensis, Medicago falcata, Nonnae pulla, Euphorbia Gerardiana, Onobrychis viciae folia, Thymus serpyllum и др. с примесью злаков, обычно немногочисленных (Bromus tectorum, Festuca sulcata, иногда Poa pratensis и др.). Там же встречается карагана (Caragana frutex) и Artemisia campestris (по каменистым склонам).

Четвертым участком является целина, обычно занимающая нижние части плато, граничащие с долиной реки. Целина очень сильно изменена выпасом и по общему облику напоминает залежь с полынком. Отличием является присутствие в ее растительном покрове в значительном количестве овсяницы (Festuca sulcata) cop 2— sol и чабреца (Thymus serpyllum) cop 1—2, только изредка попадающихся на залежах. Здесь же сохранились единичные дерновинки ковыля (Stipa capillata). Наоборот, мятлик и костры встречаются на целине в значительно меньшем количестве, чем на залежах.

Пятый участок представлен рассеянным по водоразделу среди пашни нераспаханными курганами, насыпанными человеком. Они покрыты злаками (Festuca sulcata soc — cop 1, Agropyrum cristatum, Agropyrum repens cop 1 — sp., немного Bromus tectorum и Stipa capillata) с небольшой примесью полынка и сорняков (Centaurea diffusa, Salsola kali и др.).

Шестым участком являются дороги среди пашен, часть которых заросла сплошным покровом пырея (Agropyrum repens, A. ramosum и A. cristatum), а часть покрыта костром (Bromus tectorum), пыреем (Agropyrum repens) и гречишкой (Polygonum aviculare) с примесью сорняков (Centaurea diffusa, Cichorium intibus, Salsola kali и др.).

Наконец, седьмой и наибольший участок занимают пашни.

Наблюдениями 1934 и 1935 гг. выяснено, что отдельные участки изученной площади не только заселялись мышевидными грызунами с разной плотностью, но и изменения последней протекали отлично в каждом из них.

Результаты повторных учетов полевок в описанных участках даны в табл. 1—3.

Как видно, летом 1934 г. обычным видом являлась серая полевка, встречавшаяся повсеместно. Ее плотность была ниже плотности

Таблица 2. Средние плотности серой полевки
(в среднем зверьков на 1 га)

Местообитания (стации)	1.V—23.V 1934	23.X—6.XI, 1934	23.II—5.III 1935	7.V—16.V 1935	4.VI—10.VI 1935	25.VI—4.VII 1935	20.VII—29.VII 1935	29.X—3.XI 1935
Молодая залежь	16	6	0,3	—	—	—	—	—
Старая залежь	36	0,2	0,2	—	—	—	—	—
Целина	8,4	—	—	—	—	—	—	—
Балки и долина реки	18,4	19	13,9	2,0	4,5	6,5	8,7	8,9
Курганы среди пашен	5	2	—	—	—	—	—	—
Полевые дороги	4	—	—	—	—	—	—	—
Пашни	0,5	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 3. Средние плотности степной пеструшки
(в среднем зверьков на 1 га)

Местообитания (стации)	1.V—23.V 1934	23.X—6.XI 1934	23.II—5.III 1935	7.V—16.V 1935	4.VI—10.VI 1935	25.VI—4.VII 1935	20.VII—29.VII 1935	29.X—3.XI 1935
Молодая залежь	—	—	—	0,8	4,6	6,7	4	6,8
Старая залежь	—	3,6	0,4	0,5	2,7	6	5,1	4,4
Целина	—	4,5	0,8	1,0	6,2	8	12,9	10,3
Балки и долина реки	—	—	—	0,3	0,5	1,0	0,7	2,9
Курганы среди пашен	0,8	2	0,6	3	7,5	9	10	—
Полевые дороги	0,8	12	1,0	2,6	7,4	0,6	12,7	5,6
Пашни	0,3	2,2	0,8	0,8	3,5	8,5	8,2	8,0

1933 г. (по опросным данным), но еще продолжала сохраняться высокой. Степная пеструшка, наоборот, была редким зверьком.

Этот грызун летом 1934 г. встречался только на пашнях и в 2 случаях был найден на целине (рис. 1). Наивысшая плотность его отмечена для курганов и полевых дорог, причем на последних она

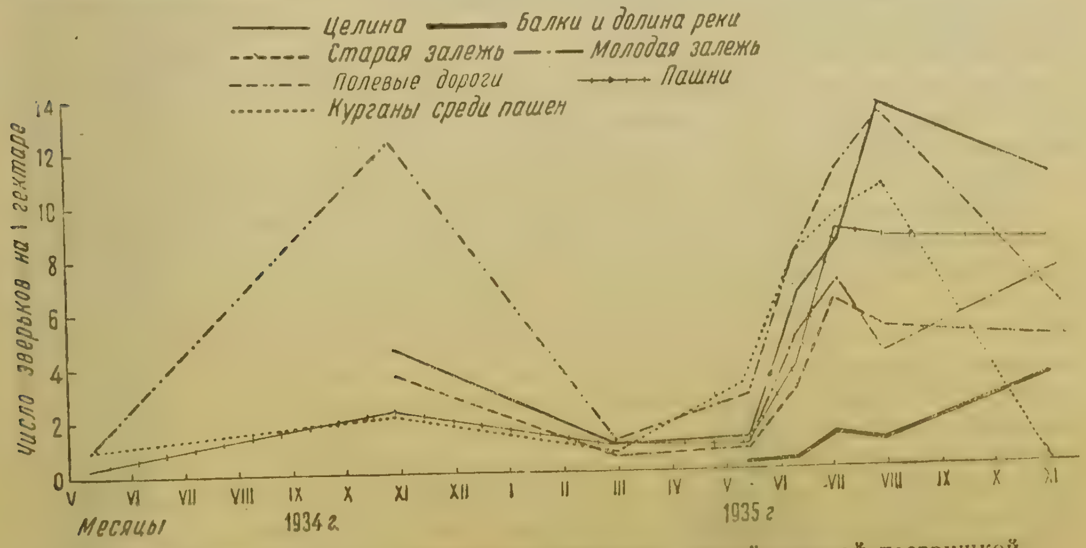


Рис. 1. Изменения плотности заселения различных стаций степной пеструшкой (Lagurus lagurus Pall)

возрастала до поздней осени, очевидно, благодаря миграции зверьков, вытесняемых с распахиваемых участков пашен. Меньшее увеличение плотности было отмечено для курганов.

Уже осенью 1934 г. пеструшка захватила два новых местообитания, граничащих с пашней,—целину и залежь с полынком, куда мигрировали зверьки с пашни. Зверьки не проникали на залежь с васильком, сильно забурьяненную, с более мезофитным обликом растительности.

Наиболее интенсивное зимнее сокращение численности было отмечено для полевых дорог, целины и залежи. Это, повидимому, следует объяснить недостатком кормов в этих местах. На пашнях пеструшка селилась либо на зеленях (озимых), либо на жнивье. На первых она пережила зиму в значительном числе, на вторых — встречалась к весне редко. Но и здесь и там зверьки имели больше корма, чем на залежах и целине.

Весеннее таяние снегов и распашка полей привели к вытеснению пеструшек с пашен и концентрации их на дорогах и курганах, где в первую половину лета 1935 г. отмечено увеличение их численности. На курганах рост плотности заселения прекратился еще в июне вследствие высыхания растительности. На дорогах он лишь немного уменьшился и длился до конца июля. Во вторую половину лета высокая плотность здесь поддерживалась, повидимому, притоком зверьков, частично покидавших участки сжатого хлеба. Осенью имело место резкое падение плотности зверьков в обеих стациях (на курганах до нуля). Это можно объяснить повышенным истреблением хищниками, связанным с малой кормностью и плохими защитными свойствами стаций. Неоднократно приходилось наблюдать луней и пустельг, охотившихся вдоль дорог.

Прирост численности на пашнях в 1935 г. имел более нормальный характер. После падения в апреле (результат весенних вспашек) он усиливался до июля, после чего резко сократился. Этот перелом совпадал с моментом уборки хлебов и, повидимому, объяснялся усиленным истреблением пеструшек пернатыми хищниками, а также выселением их на дороги. Основная масса хищных птиц в это время держалась над сжатыми полями и почти не встречалась над залежами и целиной. Относительно небольшое падение плотности пеструшек на пашнях к осени объяснялось их концентрацией. Вспашка под зябь вытеснила их, примерно, с девяти десятых пахотных угодий и сконцентрировала на оставшихся небольших кусках нераспаханного жнивья, где плотность их оказалась вследствие этого высокой. Общая же численность этих зверьков на пашнях уменьшилась очень сильно. Таким образом, население пашен, дорог и курганов было все время довольно подвижным, но менявшим свои места обитания только в этих пределах, почему оно должно рассматриваться как одна группа.

У обитателей целины явных миграций отметить не удалось. Прирост численности здесь в общем был сходен с увеличением на пашнях. Отличие заключалось в сохранении интенсивности прироста в июле, когда на пашнях последний начал тормозиться хищниками. Видимо, в этом случае действовала общая причина, и перенесение хищниками своих охот на пашни снизило гибель зверьков на целине и залежах. Это подтверждается и относительно слабым падением плотности пеструшек в трех последних стациях к осени.

На залежах, из которых залежь с васильком была заселена пеструшками с мая 1935 г., в общем происходил согласованный рост численности, сменившийся в июле падением в результате высыхания растительности. И только на залежи с васильком к осени числен-

ность даже увеличилась за счет вселения пеструшек с пашни. Участки последней, граничившие с этой залежью, к осени были целиком распаханы.

Наконец, в последнее местообитание — балки и долину реки — проникновение пеструшки было отмечено в мае, и численность их там постоянно, но медленно возрастала, дав скачок только к осени. Это объяснялось влиянием засухи, загнавшим зверьков в места, где еще сохранилась зеленая растительность.

Таким образом, пеструшка, получив преимущество перед серой полевкой в засушливый 1934 г. (см. ниже), смогла расселиться к осени 1934 г. на целину и залежи, а в течение 1935 г. захватила все основные типы стаций. Сокращение численности серой полевки, видимо, способствовало такому быстрому расселению.

Удерживаться при продолжающейся в 1935 г. засухе пеструшке удавалось с разным успехом в различных местообитаниях.

На наиболее повышенных участках (курганах), где растительность выгорела, пеструшка исчезла. На дорогах и пашнях она сильно

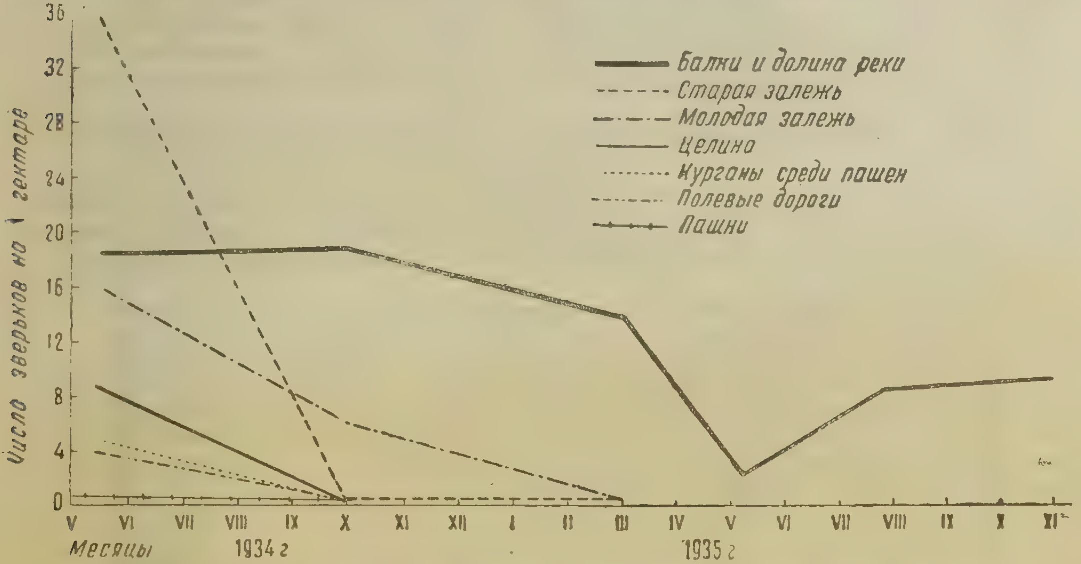


Рис. 2. Изменения плотности заселения различных стаций серой полевкой (Microtus arvalis Pall)

уменьшилась в результате истребления хищниками. Наоборот, на целине она сохранилась в наибольшем количестве. Знакомясь с историей ее расселения в 1934 г., можно установить, что очагом размножения в данном случае явился комплекс пахотных угодий, тяготеющих к водоразделу и включающий полевые дороги и нераспахиваемые курганы. Туда она скрылась после вымирания в 1932/33 г. и там пережила влажный 1933 г. Только в результате засухи 1934 г., постепенно накапливая численность, этот грызун получил возможность быстрого расселения и захвата всех угодий. Ценность последних для него весьма различна, и на диаграмме нетрудно видеть, что наибольшее значение имеет целина, по составу растительности приближающаяся к районам его основного обитания. Залежи, а особенно балки и долина реки являются ее временными местообитаниями, откуда она, несомненно, будет вытеснена серой полевкой при увеличении численности последней. Только влиянием повторной засухи можно объяснить ее проникновение в долину реки.

Обращаясь к рассмотрению диаграммы плотностей серой полевки (рис. 2), мы находим как бы негативное изображение той же

картины. С лета до осени 1934 г. численность полевки на старой залежи резко сократилась, так как там было мало живородящего мятлика. Меньше упала численность на молодой залежи с обилием мятлика и общим более мезофитным обликом растительности. Совсем исчез этот грызун на пашнях, дорогах и целине, т. е. в местах,

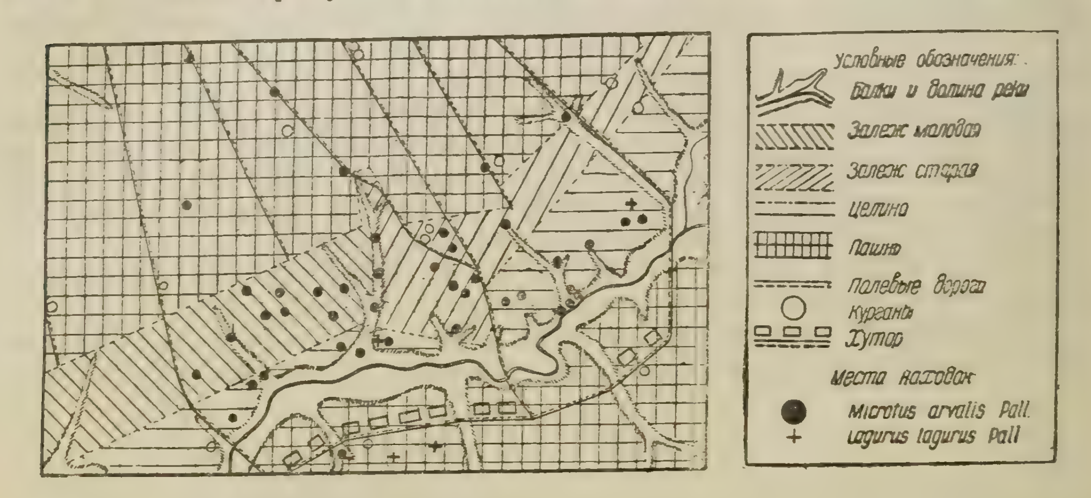


Рис. 3. Распределение полевок летом 1934 г. (IV—VI мес.) (места находок)

где растения, служившие ему основной пищей, либо были малочисленны, либо сильно пострадали от засухи. Только в долине реки и балках с их мезофитной растительностью численность полевок к

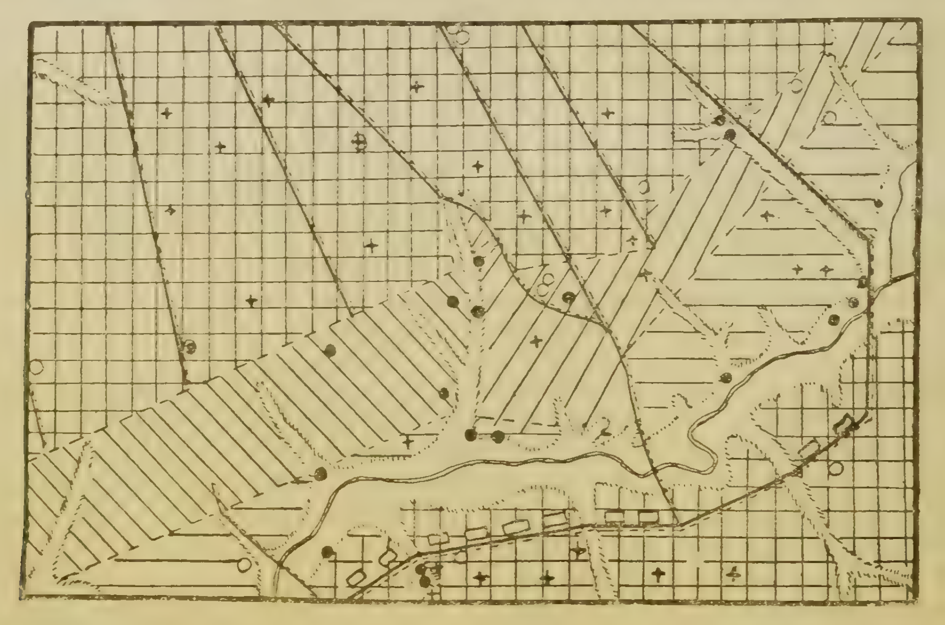


Рис. 4. Распределение полевок осенью 1934 г. (X — XI мес.) и весной 1935 г. (II — III мес.) (места находок)

осени даже увеличилась. За зиму 1934/35 г. полевки почти исчезли на залежах и сохранились только в долине реки и балках.

В результате повторных наводнений в 1935 г. прирост, несмотря на начавшееся размножение, был приостановлен, и имело место даже падение численности к маю, после которого начался медленный рост, продолжавшийся до осени 1935 г. и лишь немного замедлившийся после июля.

Замечательно, что, несмотря на сильную засуху осенью 1935 г., размножение полевки в отличие от 1934 г. продолжалось до глубокой осени и сопровождалось хотя и небольшим, но все же ростом численности. В этом можно видеть то самое накапливание численности в оптимальных стациях, которое предшествовало расселению пеструшки и которое у серой полевки происходило даже при явно неблагоприятных условиях погоды. Оно было возможно только потому, что полевка имела достаточное количество необходимого корма и была защищена от хищников густыми бурьянами. Следовательно, в бурьянниках балок и долины реки находится ее очаг размножения, откуда в ближайшие годы и произойдет ее расселение.

Описанная смена одного вида другим, сопровождавшаяся отступанием серой полевки в бурьянники, ясно видна и на картах, где нанесены точки поимок грызунов (места нахождения).

За все время наблюдений лишь дважды было отмечено присутствие общественной полевки (Microtus socialis Pall), вообще крайне

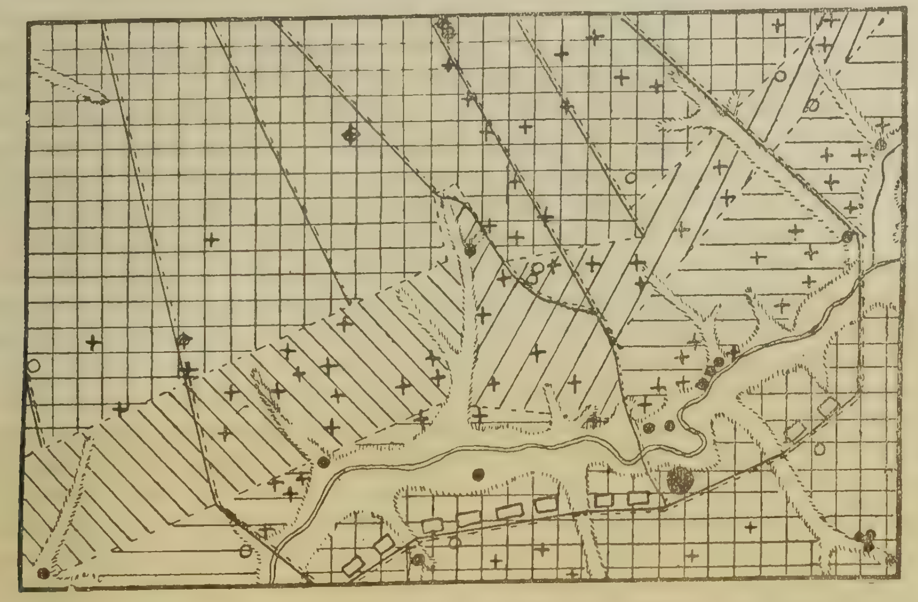


Рис. 5. Распределение полевок летом (V — VII мес.) и осенью (X — XI мес.) 1935 г. (места находок)

редкой в этих местах. Осенью 1934 г. она была найдена среди пашен (жнивья яровых и озимых хлебов) на водоразделе вместе со степной пеструшкой. Осенью 1935 г. она была обнаружена в тех же местах, но в значительно меньшем количестве. Где этот грызун переживал зиму, весну и лето, установить не удалось.

Следует отметить, что в оба года общественная полевка была встречена поздней осенью, когда она, повидимому, достигла годового пика численности. Другими видами пик численности достигался в разные сроки. Для серой полевки в 1934 г. (год убыли численности зверька) этот пик пришелся на вторую половину лета (где-то между 10.VI и 20.X) повидимому, в августе. В 1935 г. (год нарастания) максимум был отмечен в конце октября. В год увеличения численности степной пеструшки (1934) максимум плотности этого зверька тоже был отмечен в октябре — ноябре. Летом 1935 г. при широком расселении грызуна, занявшего не только лучшие, но и менее благоприятные для него стации, степная пеструшка достигла пика численности примерно в конце августа или сентября (более вероятно). К

концу октября было отмечено уже значительное уменьшение этого грызуна.

Распределение за это же время мышей было таким.

Летом 1934 г. курганчики курганчиковой мыши (Mus musculus hortulanus Nordm), построенные осенью 1933 г., были обнаружены только на жнивье, причем их плотность весьма сильно колебалась в различных участках, в зависимости от обилия сорняков и сроков уборки хлебов.

В наименьшем числе они находились на жнивье рано убранных озимых хлебов, где их плотность колебалась от 0 до 4 курганчиков на гектар и в среднем была равна 2 курганчикам на гектар. На более засоренных и позднее убираемых посевах трав и пропашных культур (суданка, кукуруза и др.) плотность колебалась от 4 до 14 курганчиков или в среднем 9 курганчиков на гектар. Наконец, на старых посевах донника (Melilotus officinalis) и молодых однолетних залежах с гулявником (Sysimbrium Sophiae) колебания достигали 14—32 курганчиков, а средняя плотность 22,4 курганчиков на гектар. Эти данные характеризуют плотность курганчиковой мыши и на осень 1933 г.

Осенью 1934 г. численность этого грызуна уменьшилась. Мыши концентрировались преимущественно в участках с густыми зарослями мышея (Setaria viridis), наиболее пышно развившегося по понижениям, особенно в распаханных верховьях балок. Вследствие этого картина распределения даже в пределах поля, занятого одной культурой, была очень пестрой, затруднявшей вычисление средней плотности. Для кукурузников и жнивья суданки она колебалась от 2 до 10 курганчиков, в среднем 6 курганчиков на гектар. На стерне озимых и яровых хлебов средняя плотность равнялась 0,9 курганичка на гектар. На засоренном поле пшеницы с обильной порослью мышея (Setaria viridis) плотность равнялась 4,2 курганчика на гектар.

Осенью 1935 г. курганчиковых мышей было еще меньше. Примерно на 75% пахотных угодий курганчиков совсем не было, и мыши в очень небольшом количестве встречались здесь в простых норах. В кукурузниках и на жнивье суданки плотность не превышала 4 курганчиков на гектар, в среднем равняясь 1,5 курганчику. На жнивье хлебов на гектар приходилось 0,6 курганчика. Наличие вновь построенных курганчиков было отмечено только на участках с небрежно убранным хлебом и всего лишь на четверти всех пашен. Эти сооружения располагались по местам с густыми порослями сорняков и в бурьянниках вершин балок, если последние не были распаханы. По общему впечатлению, количество курганчиков в 1935 г. уменьшилось по сравнению с 1934 г. примерно в десять раз.

Схожий тип изменений численности можно было констатировать для лесной мыши (Apodemus sylvaticus L.). Летом 1934 г. она была встречена в бурьянниках балок и долины реки, где ее средняя плотность равнялась 3—4 зверькам на гектар. Так же найдена на залежи с васильком, среди густых бурьянов Centaurea diffusa. Плотность ее здесь равнялась, примерно 1 зверьку на гектар.

К осени 1934 г. численность упала, и средняя плотность лесных мышей равнялась на залежи с васильком 1,2 зверька, а в балках и долине реки—2,6 зверьков на гектар.

Зимой их количество уменьшилось настолько, что с весны и до осени 1935 г. в совершенно ничтожном числе лесные мыши были обнаружены в самых глухих бурьянниках долины реки.

Численность серых хомячков (Cricetulus migratorius Pall), вообще немногочисленных, насколько можно было судить по небольшому числу наблюдений и встреч с этим грызуном, изменялась несходно

с численностью курганчиковой мыши. Летом 1934 г. хомячки были отмечены всего трижды на пашне, полевых дорогах и на залежи с полынком. В 1935 г. их приходилось встречать чаще на дорогах, пашнях и залежах.

Причиной описанных изменений численности и перераспределений различных мышевидных грызунов являлись особенности погоды за 1934 и 1935 гг. Судить о последних мы можем по данным трех

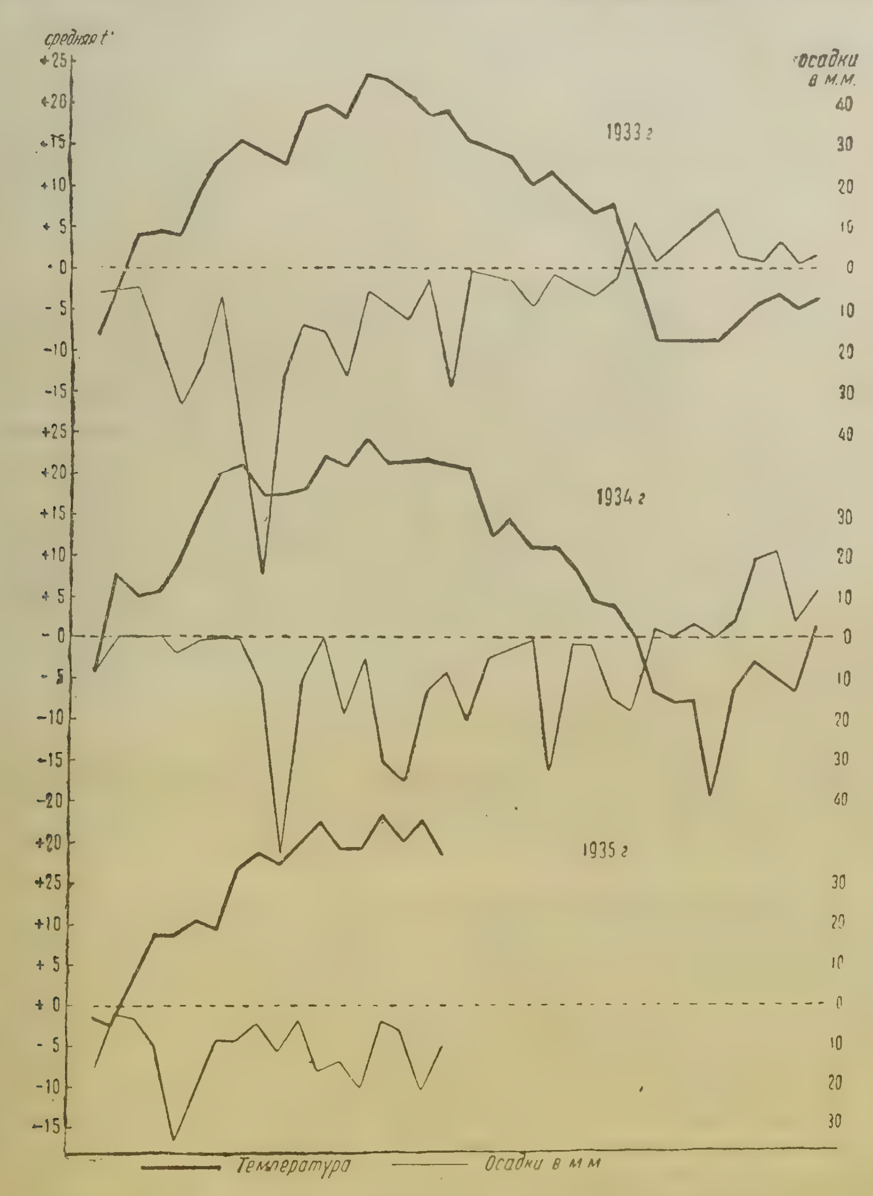


Рис. 6. Климаграммы ст. Чаплино (по способу проф. А. Н. Формозова)

метеорологических станций: Чаплино, Мелитополь и Мариуполь, образующих трехугольник, в середине которого расположено наше место наблюдений (рис. 6).

1933 г. был годом влажным. В связи с этим растительность развилась очень хорошо. Пышно разрослись сорняки и полынок, давшие к 1934 г. обильные и густые бурьяны на молодых залежах. Весенне-летняя засуха 1934 г. изменила характер растительного покрова. Развитие растительности было несомненно угнетенным. Так, например

Особенно отличалось количество выпавших осадков и их распределение. Последнее по сезонам было следующим

Годы	Чаплино				Мариуполь				Мелитополь			
	Месяцы				Месяцы				Месяцы			
	I—III	IV—VI	VII—IX	X—XII	I—III	IV—VI	VII—IX	X—XII	I—III	IV—VI	VII—IX	X—XII
1933	—	—	136	79	—	—	213	102	—	—	—	48
1934	29	19,5	131	74	37	55	138	58	45	55	139	54
1935	86	13	—	—	68	116	—	—	60	88	—	—

костер (Bromus tectorum) в 1933 г. достигал высоты в 30 см (цветущие стебли), а в 1934 г. его размеры не превышали 15 см. Полынок (Artemisia austriaca) имел в 1933 г. до 50 см высоты, а в 1934 г.— всего 25—30 см. Соответственно василек (Centaurea diffusa)—60 и 25—30 см. Засуха 1934 г. ускорила вегетацию, и к середине мая большинство злаков (костры, живородящий мятлик) уже отцвели и даже посохли. Образование луковичек и засыхание мятлика (Poa bulbosa) было отмечено в плакорных условиях в середине мая (10.V). Столь же угнетающе отразилась засуха и на развитии других растений. Для сельскохозяйственных культур год был явно неурожайным.

Вследствие засухи условия существования мышевидных грызунов ухудшились из-за недостатка влаги, уменьшения количества, падения качества корма и в результате ухудшения защитных свойств стаций.

Это отразилось на размножении и смертности зверьков, однако, различно для разных видов [1].

У серой полевки среди половозрелых самок (весом свыше 12,5 г.) размножалось в мае 1934 г. 77,4%, а в октябре—11,7%. У степной пеструшки в октябре 1934 г. было найдено 46,6% размножающихся самок.

У серой полевки средний выводок для периода 14.IV—23.V.1934 г. был равен 5,64 ±0,105 при σ=1,91, а осенью средняя величина выводка равнялась всего 4,62 (разность недостоверна). В это же время у степной пеструшки средний выводок насчитывал 5,4 молодых.

Подавленное размножение у серой полевки здесь достаточно очевидно. Сухолюбивая форма—степная пеструшка—размножалась дольше и интенсивнее, так как по Н. Просвирниной (1935) она охотно поедает узколистные злаки (Festuca sulcata, Stipa и др.), менее страдавшие от засухи, тогда как серая полевка предпочитает широколиственные злаки и бобовые, развившиеся плохо в 1934 г.

Заметно возросла смертность серой полевки. Результатом было уже показанное в таблице 3 исключительно быстрое падение ее численности. Одновременно увеличился процент рассасывающихся зародышей, равнявшийся:

между 14.IV и 23.V.1934 — 1,9% (из 212 зарегистрированных зародышей рассасывалось 4)
» 2.VI и 17.VI.1934 — [illegible] (из [illegible] зарегистрированных зародышей рассасывалось 8)
» 21.X и 5.XI.1934 — 11,8% (из 17 зарегистрированных зародышей рассасывалось 2)

---

[1] Подробнее см. Н. Наумов. О сравнительной интенсивности размножения и гибели полевок.

Повидимому, наиболее страдали от засухи самки, на что указывает подавленное размножение и эмбриональная смертность. В зимовку они ушли истощенными, и гибель их была особенно велика. На это указывает соотношение полов в пробах из популяции.

	В материале, собранном:	14.IV—23.V 1934	5—17.VI 1934	26.X—5.XI 1934	23.II—3.III 1935
Microtus arvalis Pall	Число ♂♂	79	42	22	9
	Число ♀♀	98	66	27	6
	На 100 ♂♂ приходится ♀♀	124	157,1	122,7	66,
Lagurus lagurus Pall	Число ♂♂	—	—	16	6
	Число ♀♀	—	—	21	5
	На 100 ♂♂ приходится ♀♀	—	—	131,3	83.3

Эта таблица, для сроков 26.X—5.XI.1934 г. и 23.II—3.III.1935 г. мало надежная из-за небольшого количества материала, указывает на более благополучную зимовку пеструшки, у которой весеннее соотношение полов было ближе к нормальному.

Увеличенная смертность самок может найти свое объяснение в сильных морозах в начале января 1935 г. (до—34°). (рис. 6). Наступившее вслед за тем быстрое потепление в феврале привело к исчезновению снегового покрова, но в первой половине марта сменилось похоладанием, задержавшим все процессы размножения. Таяние снега и весенние воды выгнали мышевидных грызунов из их зимних убежищ, а последовавшие за тем морозы привели к усиленной гибели.

Наконец, последним обстоятельством, задержавшим прирост численности в 1935 г., были обильные дожди в апреле, вызвавшие разлив рек даже больший, чем весеннее половодье. Данные табл. 3 показывают, что несмотря на начавшееся размножение, прирост численности в это время шел весьма медленно. При этом особенно пострадали серые полевки, еще с осени концентрировавшиеся в долине реки. Двухкратное наводнение для них было гибельным, поэтому за промежуток март—май 1935 г. наблюдалось даже некоторое падение численности.

Неблагоприятная весна, сократившая прирост, сделала невозможной вспышку размножения, и общая плотность мышевидных грызунов летом 1935 г. была ниже плотности 1934 г.

Лето 1935 г. по распределению осадков было прямой противоположностью лету 1934 г. Максимум падал на весну и начало лета и, наоборот, засухой была отмечена вторая половина лета и осень. Такое распределение осадков, однако, обеспечило хорошее развитие растительности в начале лета. Было отмечено увеличение размеров (высоты) злаков, полынка, молочая, а в долине реки и балках— буйный рост бурьянов, достигавших высоты человеческого роста.

Урожай озимых хлебов и яровых раннего сева был исключительно хорошим. Но поздно посеянное просо, кукуруза и картофель либо

выгорели, либо дали очень небольшие урожаи. Примерно в июле степная растительность высохла и в таком состоянии находилась до ноября, когда пошли первые осенние дожди. Только в конце октября и начале ноября можно было наблюдать первую «игольчатую» озимь мятлика, прорастание семян костра и всходы озимых хлебов.

Описанные условия повлияли на размножение, которое вначале шло интенсивно, но позднее оказалось подавленным.

Процент размножающихся самок у серой полевки уменьшился с 95 (в мае) до 30 (в октябре), у степной пеструшки за это же время он упал с 77,4 до 28. Одновременно величина среднего выводка была равна в мае у серой полевки—5,9 молодых, степной пеструшки—6,6 молодых, а в октябре соответственно —5,0 и 5,0 молодых.

В отличие от 1934 г. серая полевка обгоняет размножение пеструшки. Оно не прекращается у нее даже поздней осенью, несмотря на сильнейшую засуху. Это положение противоречит наблюдениям 1934 г. и представлению о серой полевке как об относительно влаголюбимом виде. Однако недоразумение объясняется при взгляде на распространение этого зверька в 1935 г. Сконцентрировавшись в долине реки с ее мезофитной растительностью, она оказалась изолированной от влияния засухи и обеспеченной необходимой защитой и кормом. В то же время широко распространенные пеструшки далеко не везде находили корм в достаточном количестве и испытывали угнетающее воздействие засухи, что отразилась и на смертности. Весьма значительно возросла эмбриональная смертность, равнявшаяся у степной пеструшки:

В период 1.V—18. VII. 1935 1,5%	(из 138 зарегистрированных зародышей рассасывалось 2)
» » 18.VII— 1.VIII. 1935 2,2%	(из 134 зарегистрированных зародышей рассасывалось 3)
» » 26.X — 3 XI. 1935 13,5%	(из 37 зарегистрированных зародышей рассасывалось 5)

Рассасывание зародышей у серой полевки встречалось значительно реже.

Из-за недостатка материала проследить те же изменения у курганчиковой мыши не удалось. Однако указанное выше сокращение ее численности в 1935 г. было несомненным. Внешне оно выразилось в уменьшении числа курганчиков. Постройка последних, как было установлено нами в прошлом году (Наумов, 1936), может быть осуществлена только в местах с обильными сорняками или на участках поздно и плохо убранных посевов, где есть возможность собрать запасы с относительно небольшой площади. Летне-осенняя засуха не позволила развиться на жнивье обычной густой поросли курая (Salsola kali) и особенно мышея (Setaria viridis). Поэтому необходимые мышам осенние полевые сорняки практически почти отсутствовали, вследствие чего курганчики могли быть построены только в немногих богатых сорняками местах (межи, балки).

Но даже и там мыши были принуждены для сборов запасов охватывать участок больший, чем в 1934 г. Тогда диаметр площади, используемый для этих сборов, не превышал 20—25 м. (В среднем 10—12 м.) Осенью 1935 г. курганчиковые мыши собирали запасы на площади около 20—25 м, в некоторых случаях увеличивавшейся до 40 м в диаметре. Это приводило к необходимости более длительного пребывания на поверхности, а следовательно, к большей возможности, гибели от любого хищника. Подтверждение такого объяснения возрастания смертности мы видим в нахождении большого числа недостроенных курганчиков. Редко встречавшиеся в 1934 г. кучки запасов, не прикрытые землей и явно брошенные, осенью

1935 г. составляли около 40—50% всех зарегистрированных курганчиков. Повидимому, хозяева этих запасов погибли, так как в находившихся у запасов норах зверьки отсутствовали.

Это предположение очень хорошо согласуется с мыслью, высказанной Н. И. Калабуховым (1935), который пишет: «Чем больше пищи на данной территории, тем меньше радиус передвижения грызунов, тем меньше вероятность их гибели от хищников». И, наоборот, повышенная подвижность, обычно вызываемая уменьшенным количеством корма, как показал Варшавский (Калабухов, 1935) приводит к усиленной гибели зверьков от хищников.

Небольшое количество мест, пригодных для постройки курганчиков, привело к концентрации мышей. В отличие от 1934 г. часто встречались курганчики, построенные и населенные не парой, а 5—7 зверьками. Они заметно отличались большими размерами от средней величины курганчиков 1934 г.

При описанных изменениях численности, зависевших от ряда причин, вызванных недостатком осадков, падение и возрастание плотности мышевидных грызунов происходили разновременно и различно в отдельных местообитаниях (стациях).

При разборе причин различий в изменениях плотности полевок в разных местообитаниях мы уже указывали на отличия в смертности от хищников, зависевшей от различной защитности местообитаний, и на несходство кормности местообитаний, определявшей в значительной мере интенсивность размножения грызунов.

Исследуя этот вопрос в 1935 г. у степной пеструшки, мы убедились, что в отдельных стациях (местообитаниях) процент размножающихся самок был различен.

Местообитания	1.V—1.VIII.1935					26.X—3.XI 1935					В среднем				
	Исследовано экз.	% размножающихся в весовых группах				Исследовано экз.	% размножающихся в весовых группах				Исследовано экз.	% размножающихся в весовых группах			
		12,5—20 г	20,1—30 г	Свыше 30 г.	В среднем		12,5—20 г	20,1—30 г	Свыше 30 г.	В среднем		125—20 г.	201—30 г.	Свыше 30 г.	В среднем
Залежь с васильком	9	100	100	100	100	1	0	—	—	0	10	80	100	100	90
Залежь с полынком	11	71,4	100	100	81,3	3	0	—	—	0	14	50	100	100	64,3
Целина	21	80,0	100	100	100	6	20	100	—	33,3	27	50	100	100	81,5
Пашни дороги и курганы	21	57,1	100	100	72,7	5	0	75	—	60	27	53,3	90,9	100	70,4

Небольшое количество данных, особенно по залежам, делает невозможным категоричные выводы. Однако полученная картина в общем хорошо согласуется с представлениями об особенностях отдельных местообитаний. Наименьшее размножение было отмечено для залежи с полынком, где кормовые условия наихудшие. Если в последней графе выделить зверьков, пойманных на пашнях, то процент размножающихся среди них будет равен 100, что соответствует высокой кормности пашен. Относительно повышенное размножение

на целине и залежи с васильком может быть объяснено в первом случае обилием узколистных, медленнее высыхающих при засухе злаков, а во втором—обилием живородящего мятлика.

Сходную картину дает вычисление средней величины выводка, произведенное подсчетом либо эмбрионов, либо следов старой беременности, сохраняющихся на матке в виде черных пятен.

Средний выводок степной пеструшки	Залежь с васильком	Залежь с полынком	Целина	Пашни, дороги и курганы
Число исследованных самок . . .	8	6	20	21
У них средний выводок	6,5	5,83	6,25	6,0

Представление о различной интенсивности смертности может дать следующая таблица полового состава групп степных пеструшек, населяющих разные местообитания.

Местообитания	1.V—1.VIII.1935			26.X—3.XI.1935			В среднем		
	♂♂	♀♀	На 100 ♂♂ приходится ♀♀	♂♂	♀♀	На 100 ♂♂ приходится ♀♀	♂♂	♀♀	На 100 ♂♂ приходится ♀♀
Залежь с васильком	18	23	127,7	12		41,6	30	28	93,3
Залежь . . . . . с полынком . .	18	23	122,2	5	4	80	23	26	113
Целина	39	47	120,5	21	12	57,1	60	59	98,3
Пашни, дороги и курганы	43	47	109,3	22	14	63,6	65	61	93,8

Соотношение полов в популяции является в известной мере показателем интенсивности смертности. Еще Крампе (Rorig und Knoche, 1916) было указано на то, что наблюдаемый летом перевес самок над самцами следует объяснить повышенной гибелью последних. Их большая по сравнению с самками активность приводит к большей гибели от хищников. Таким образом, к осени накапливается некоторый избыток самок, которые усиленно отмирают зимой, ослабленные летним размножением. К весне соотношение полов в популяциях обычно выравнивается. Эту же картину для степной пеструшки во всех местообитаниях мы наблюдали в 1935 г. Но численный перевес самок в отдельных местообитаниях был выражен различно. Картина была несколько осложнена осенней засухой, вызвавшей ранее отмирание самок, и уже к ноябрю можно было установить не только сравнивание численных соотношений полов, но даже перевес самцов над самками.

В первый период наблюдений наибольшее нарушение в соотношении полов отмечено для залежей и наименьшее для пашен; так как большая часть периода наблюдений пришлась на время до жатвы хлебов, то меньшее нарушение соотношения полов на пашне вследствие более высокой защитности этой стации понятно. Во второй срок наблюдений началось усиленное отмирание самок, достигшее максимума на

залежи с васильком. Если вспомнить, что это местообитание к ноябрю в основном населяли пеструшки, переселившиеся со сжатых полей, усиленная гибель самок может быть объяснена этим переселением и менее кормными условиями в новых местах обитания. Цифры по залежи с полынком следует признать мало достоверными, Отмирание самок на пашнях было наименьшим (большая кормность), а на целине это явление носило промежуточный характер. По средним цифрам видно, что наибольшее количество самок на 100 самцов приходится в местообитаниях с худшими защитными свойствами (залежь с полынком и целина) как это и ожидалось теоретически.

Все рассмотренные материалы страдают общим недостатком: недостаточностью данных. Поэтому наши соображения отнюдь нельзя считать доказанными. Однако полученная картина, повторяем, хорошо согласуется с представлением об особенностях обитания в этих стациях. Она подтверждается двумя следующими наблюдениями.

Как мы уже указали, до жатвы хлебов пернатые хищники распределялись по площади приблизительно равномерно, несколько чаще охотясь над целиной и залежью. После оголения полей основная масса пустельг и луней изменила районы охоты, переместившись на жнивье и полевые дороги.

Размножающихся пеструшек и серых полевок осенью находили только на пробных площадках закладывавшихся в участках с обилием зеленых злаков. Такие участки встречались местами на целине, особенно часто на «тырлах»[1] и балках. Размножение констатировано и на пашне с большим количеством зерна—падалицы.

Наконец, показателем интенсивности гибели зверьков может служить изменение числа нор, приходящихся на одного грызуна. Последнее приведено в таблице, где суммированы и выше разобранные признаки.

Местообитания	Размножение							Смертность		
	Средняя величина выводка у пеструшки	Процент размножающихся самок пеструшки			Число нор, приходящееся на зверька			На 100 ♂♂ приходится ♀♀		
		1.V—1.VIII 1935	26. X—3.XI 1935	В среднем	1.VIII—1.VIII 1935	26.X—3.XI 1935	В среднем	1.V—1.VIII 1935	26.X—3.XI 1935	В среднем
Залежь с васильком	6,5	100	0	90	15,0	9,7	5,3	127,7	41,6	93,3
Залежь с полынком	5,83	81,8	0	64,3	47,0	74	11,6	122,2	80	113,0
Целина	6,25	100	33,3	81,5	14,0	3,8	8,4	120,5	57,1	98,3
Пашни, курганы и дороги	6,0	72,7	60	70,4	13,4	6,1	13,0	109,3	63,6	93,8

Характеристика основных типов стаций в нашем районе, которая может быть дана на основании этой таблицы для полевок следующая:

[1] Хорошо удобренные, обычно зарастающие к осени обильной свежей растительностью места стоянок стад домашних животных.

Залежь с васильком. Среднее по кормности местообитание. Вследствие обилия мятлика особенно благоприятна для обитания полевок в сухие годы. Защитность хорошая, вследствие чего интенсивность смертности невелика. Прирост пеструшек летом был довольно высоким, поэтому к осени число нор на 1 зверька не увеличилось, а даже уменьшилось. Это зависело, кроме того, от перехода на залежь пеструшек с пашни, вспаханной „на зябь".

Залежь с полынком. Малокормное местообитание, особенно в сухие годы. Защитность невысокая, особенно на участках, обильно покрытых злаками (Bromus). Вследствие этого там отмечено пониженное размножение и повышенная смертность, выразившаяся в высоком числе нор на зверька к осени. Численность полевок поддерживалась в некоторой мере притоком из соседних местообитаний и пашен.

Целина — сбой. Для пеструшки, охотно поедающей узколистные дерновинные злаки южных степей, — кормное местообитание. Для серой полевки — весьма малокормное местообитание. Защитность невысокая. В результате 1935 г. у пеструшки отмечено достаточно интенсивное размножение, но одновременно высокая смертность.

Комплекс пашен (пашни, полевые дороги, нераспаханные курганы). Высококормное местообитание (особенно на участках, засеянных злаками). До снятия урожая защитность очень хорошая После жатвы — минимальная. В результате — интенсивное размножение в течение всего времени и высокая смертность во вторую половину лета, объясняющая большое количество нор, приходящихся на 1 зверька осенью.

В работе 1934 г.[1] мы показали, что распределение серой полевки зависит от обилия бурьянов и широколиственных злаков (костры, пыреи, мятлик). Наилучшее сочетание эти особенности имеют в балках и долине реки. Поэтому эта стация, как и подтвердили наблюдения 1935 г., является очагом размножения полевки.

Можно предполагать, что в жизни мышей (Mus musculus hortulanus u. Apodemus sylvaticus) особенности стаций вызывают такие же отличия, как и у полевок. Следовательно, на протяжении ряда лет судьба групп зверьков какого-либо вида мышевидных грызунов, заселяющих отдельные стации, должна быть отличной, что зависит от качественного различия местообитаний. В этом смысле в работе 1934 г. мы высказали предположение, что такие группы в известной мере самостоятельны, изолированы друг от друга и могут быть названы микропопуляциями. Пределы их автономности определяются подвижностью грызунов. Последняя недостаточно изучена.

Известны миграции, описанные для леммингов, общественной полевки, серой полевки, степной пеструшки и домовой мыши (Стрельников, 1933, Свириденко, 1934, Калабухов, 1935, Россиков, 1914).

Эти массовые кочевки представляют явление относительно редкое и кратковременное, обычно вызванное перенаселением, и хотя при них грызуны могут проходить значительные расстояния, миграции не нарушают представления о некоторой изолированности микропопуляций.

Ежегодные кратковременные сезонные передвижения грызунов, вызываемые таянием снега и распашкой пашен, вытесняют грызунов из некоторых местообитаний и заставляют их быстро передвинуться на новые участки. В этом случае наблюдения показывают, что здесь, как правило, нет дальних передвижений и значительного перемеши-

[1] К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов.

вания населений отдельных участков. Вытеснение полыми водами приводит обычно к уходу зверьков на склоны балок или долины реки, на бугры или повышенные точки участков, расположенные в непосредственном соседстве с зимними местами обитания. Вспашка увеличивает население дорог, курганов и пограничных полос залежей и целины. Но все это совершается обычно в пределах одного местообитания. В течение 1934 и 1935 гг. нам неоднократно приходилось наблюдать такое повышение плотности населения грызунов в этих местах. Поэтому мы склонны считать, что указанная в 1934 г. самостоятельность микропопуляций только подтверждается наблюдениями 1935 г.

Обычное расселение, насколько известно, совершается медленно, реализуется на свободных участках внутри местообитания, лишь в небольшом проценте, приводя к выселению зверьков за его пределы. Это было показано нами для серой полевки (1934). Наблюдения 1935 г. над степной пеструшкой установили, что расселение этих грызунов, как и серой полевки, связано с выеданием растительности на площадке колонии. Оно происходит скачками, каждый раз после подрастания очередного выводка и приводит к расширению пятна, занятого грызунами, причем возникающие дочерние колонии обычно не теряют связи с материнской.

По нашим предположениям изменения плотностей, происходящие к осени и описываемые обычно как „переселения“ или „концентрации“ грызунов в определенных стациях, в действительности являются не результатом их передвижений, а следствием различной интенсивности размножения и особенно гибели грызунов в отдельных участках. Как показывают наши наблюдения, в некоторых случаях происходит полное вымирание той или иной микропопуляции, и нет никаких оснований предполагать выселение зверьков из участка их прежнего обитания.

Относительно небольшая подвижность зверьков, лежащая в основе представления о микропопуляциях, подтверждается данными по изучению передвижений мышей путем их кольцевания, сведенными Н. Калабуховым (1935). Работами М. Джонсон (1926), Б. Джонсон (1927), кольцевавших Peromyscus, Evotomys и Microtus, установлено, что максимальное удаление меченых грызунов от места поимки достигало лишь 190 м, в большинстве случаев равняясь 50—70 м.

Опыты Изотова (1932) по кольцеванию Apodemus silvaticus и Microtus arvalis близ Киева и Калабухова и Раевского (1933 и 1935) по кольцеванию домовых мышей на Северном Кавказе зимой не зарегистрировали сколько-нибудь значительных передвижений.

Наблюдавший переходы мышей зимой по следам на снегу С. Варшавский (1935)[1] отметил сравнительно далекие передвижения, однако имевшие место лишь в небольшом числе случаев (от 500 до 1000 м — 9,8%, свыше 1000 м — 5,6%). Почти все они кончились гибелью зверьков. „Все эти данные по изучению передвижений грызунов, собранные в самых различных местах (Северная Америка, Украина, Предкавказье),—пишет Калабухов (1935),—говорят нам о чрезвычайной привязанности грызунов к местам своего обитания“. И далее: „Все это заставляет нас утверждать, что эти зверьки не совершают длительных и массовых перекочевок на десятки километров“. Таким образом, скачкообразное, но медленное расползание пятен, заселенных мышевидными грызунами (полевками), следует считать наиболее типичным

---

[1] Цитируем по Н. Калабухову, Закономерности массового размножения мышевидных грызунов. Зоол. журн., т XIV, в. 2, 1935.

для них способом расселения, вызывающим известную изолированность групп зверьков, живущих в отдельных участках.

Территория, населенная одной такой микропопуляцией, является стацией (местообитанием). Как мы видели выше, такой участок не всегда совпадает с границами растительной ассоциации, чаще включая комплекс их. В данном случае балки, долина реки, даже залежи и целина представляют примеры сочетания нескольких растительных ценозов в одном местообитании.

В балках и долине реки мы видим комбинацию мезофитных с бурьянами ассоциаций дна с ксерофитными группировками склонов, что в сочетании с хорошо выраженным микро- и мезорельефом делает эти местообитания особенно благоприятными для серой полевки.

Комплекс пахотных угодий, включающий также небольшие кусочки залежей, межи, полевые дороги, курганы и прочие нераспахиваемые участки, населен несомненно одной группой полевок, передвигающейся из одного участка местообитания в другой, вследствие быстрых и резких смен растительного покрова, производимых перепашкой, севом и уборкой урожая. Это заставляет весь массив пашен рассматривать как одну стацию.

Таким образом, можно притти к выводу, что сельскохозяйственное понятие „угодье" ближе напоминает наше понятие местообитания или стации, чем территории растительной ассоциации или какое-либо деление площади, основанное на другом признаке.

В силу несходства условий существования степень благоприятствования отдельных местообитаний для мышевидных грызунов различна. В годы падения численности, как показала серая полевка в 1934 и 1935 гг., население большей части участков вымирает и сохраняются лишь отдельные и изолированные группы в очагах размножения. По мере увеличения численности оттуда постепенно и медленно начинается расселение и захват участков, прежде занимавшихся этим видом. Таким образом, стацию вида можно подразделять на постоянные места обитания или „стации переживания" и временно занимаемые участки или „стации расселения". „Стации переживания" представляют собой такую комбинацию условий, при которой вид в состоянии выдержать даже резкие отклонения от нормы. В нашем случае для серой полевки и лесной мыши стациями переживания являются бурьянники (заросли чертополоха, осотов, дикой конопли и других сорняков) в балках и долине реки. Для степной пеструшки, общественной полевки и серого хомячка ими служит комплекс пахотных угодий, расположенных по водораздельному плато, а внутри них небольшие куски залежей, нераспахиваемые участки целины (курганы) и полевые дороги.

Наличие таких постоянных мест обитания может быть установлено не только для мышевидных грызунов, но и для ряда других видов. Известно (Наумов, 1934), что в годы депрессий численности белки (Sciurus vulgaris L.) последняя весь сезон размножения проводит в небольших и однообразных участках, представленных обычно прирусловыми темнохвойными насаждениями. Каждой осенью этот грызун расселяется широко, концентрируясь в угодьях с лучшим урожаем корма. Особенно широкое расселение отмечается для лет с высокой численностью. При изучении эпизоотии у зайца-беляка (Lepus timidus L.) и зайца-русака (Lepus europeus L.) С. Наумов и Фолетарек (in litt.) установили, что при почти полном вымирании этого грызуна в большей части его стаций на возвышенных участках с песчаными сухими почвами сохраняются группы, почти не уменьшившиеся в численности. „Такие островки,— пишет Формозов

(1935),—неоднократно отмечались охотниками во время больших эпизоотий последних лет: чаще всего это были достаточно изолированные высокие и сухие участки заячьих угодий, отличавшиеся не слишком большой плотностью заселения". Давно известны „очаги размножения" у ряда насекомых, особенно саранчевых.

Можно, следовательно, полагать, что такие „стации переживания" существуют у многих, может быть даже у большинства видов.

Насколько можно судить по нашим сравнительно коротким наблюдениям, стации переживания полевок и лесной мыши остаются постоянными. Они представлены участками растительных ассоциаций, доминирующих в экологическом центре (оптимуме) ареала этих видов. Для серой полевки ими служат разнотравно-злаковые низины, аналогичные разнотравно-злаковым степям, расположенным севернее нашего района. Для степной пеструшки нераспаханные участки целины по водоразделам и полевые дороги напоминают своим обликом те типцово-ковыльные или типцово-полынные степи Казахстана, где этот вид встречается в наибольшем количестве.

Значение понятия „стаций переживания" для учета и борьбы с мышевидными грызунами заключается в возможности придания этим работам новой задачи — проведения экологической съемки исследуемой площади и профилактических мер борьбы с вредителями.

А. Н. Формозовым[1] выдвинута идея о необходимости предупреждения массовых вспышек мышиной напасти взамен борьбы с уже размножившимися грызунами, заранее обреченными на быстрое и массовое вымирание.

Установление существования стаций переживания, откуда происходит расселение грызунов и где возникает опасность массовой вспышки, подтверждает техническую возможность осуществления идеи Формозова, совершенно по-новому ставящей всю проблему борьбы с вредителями — позвоночными. Последняя упрощается тем, что внимание и усилия направляются не на всю, подчас огромную площадь, захватываемую грызунами при увеличении их численности, а на изолированные и относительно небольшие участки оптимальных стаций. В них значительно легче постоянно наблюдать за численностью грызунов и следить за их размножением и расселением.

Там же легче и технически проще проводить истребительные работы, используя для этого различные методы. Вместе с химической и бактериальной борьбой, расходующей в этом случае небольшое количество материалов и требующей относительно немного рабочей силы, легко могут быть использованы и прочие методы борьбы, например, привлечение хищников путем установки в степи шестов и столбиков, устройства искусственных гнезд, куч камней и т. п. и даже раскопка и выливание грызунов из нор.

Уничтожить небольшие и локализованные остатки грызуньего населения в годы минимума численности несомненно легче и целесообразнее, чем бороться с массовым уже нанесшим вред нашествием.

Во время наших работ в 1935 г. мы имели возможность проследить результаты такого уничтожения „очага заражения". В участках бурьянов долины реки, где осенью 1934 г. или весной 1935 г. были взяты пробные площадки (охватывавшие от 50 до 80% бурьянного пятна), серая полевка летом и осенью 1935 г. либо вовсе отсутствовала, либо численность ее была ничтожна по сравнению с нетронутыми бурьянниками.

---

1 А. Формозов, Программа наблюдений для наблюдательных пунктов службы учета грызунов.

Резюмируя все вышеизложенное, можно притти к следующим выводам:

1. Вся доступная для заселения мышевидными грызунами площадь распадается на ряд естественных участков: стаций или местообитаний, неравноценных для зверьков.

2. Местообитание представляет собой участок либо с однообразным растительным покровом и рельефом, либо имеет закономерно повторяющийся комплекс растительных ассоциаций, связанных с микро- и мезорельефом. Местообитание часто совпадает с границами сельскохозяйственного угодья, и эти два понятия близки друг другу.

3. Все местообитания могут быть разбиты на две группы: стации переживания и стации расселения. В первых сохраняются остатки населения грызунов, в годы депрессии численности переживающих здесь неблагоприятный период. Вторые заселяются при наступлении благоприятных условий, после увеличения численности в стациях переживания выселяющимися оттуда зверьками. Такое заселение происходит последовательно в соответствии со степенью благоприятствования отдельных местообитаний (стаций расселения) мышевидным грызунам.

4. Для различных видов мышевидных грызунов границы местообитаний совпадают, но стации расселения и переживания различны.

5. Малая подвижность этих грызунов и медленность их расселения приводят к тому, что группы зверьков, населяющие отдельные местообитания, в известной мере автономны и изолированы. Они являются микропопуляциями, где жизненные процессы текут различно. Каждая микропопуляция имеет свою историю и свою судьбу. Повидимому, постоянно обитаемыми являются стации переживания. Группы зверьков, появившиеся в стациях расселения, существуют до очередной катастрофы, во время которой вымирают с различной скоростью в разных местообитаниях. Вновь населяются эти участки по прошествии нескольких лет (1—2) пришельцами из тех же стаций переживания.

6. Изложенное подтверждает мысль А. Н. Формозова о необходимости перенесения центра тяжести в борьбе с грызунами-вредителями на годы минимума их численности и указывает, что эта борьба легко осуществима и должна быть локализована в стациях переживания.

ЛИТЕРАТУРА

Ізотів І. П. (1932) До вівченя між совою сипухой та дрібними гризунами. „Матер. до підрайонова вивченія дрібних звірів та птахів, що ними живляться“, в. 1. — 2. Калабухов Н. И. (1935), За ономерности массового размножения мышевидных грызунов. Зоол. журн., т. XIV, в. 2 — 3. Калабухов Н. И. и Раевский В. В. (1933), Методика изучения некоторых вопросов экологии мышевидных грызунов. „Вестн. микроб., эпид. и паразит.“ Саратов — 4. Калабухов Н. И. и Раевский В. В. (1935), Материалы по динамике фауны грызунов в Предкавказских степях, Сб. „Борьба с грызунами в степях Предкавказия“, Ростов н/Д. — 5. Лавренко Е. М., Рослиність України. — 6. Наумов Н. П. (1934), К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов (рукопись) (печатается в Уч. записках МГУ). — 7. Наумов Н. П. (1934), Биология размножения обыкновенной белки (Sciurus vulgaris L), Сборник Экология белки. — 8. Просвирнина И. Б. (1935), Основные черты биотических отношений между фауной и степной растительностью. (рукопись) — 9. Rörig G und Knoche E. (1916), Beiträge zur Biologie der Feldmäuse. Arbeit. aus der Biolog. Abt. für Land-und Forstwirtschaft am Kaiserlich. Gesundheitsammte.. Bd. IX., Berlin. — 10. Россинов К. Н. (1934), Полевые мыши и меры борьбы с ними, Птг. — 11. Свириденко П. А. (1934), Размножение и смертность мышевидных грызунов. Лгр. — 12. Соколов Н., Географическая карта, Лист № 48. — 13. Стрельников И. (1933), Физиологические основы экологии грызунов, Сборник ВИЗР, № 7. — 14. Формозов А. Н. (1935), Колебания численности промысловых животных, М — Л.

ON SOME PARTICULARITIES OF STATIONARY DISTRIBUTION OF MOUSE-LIKE RODENTS IN SOUTHERN UKRAINE

by *N. P. Naumov*

The writer has studied the distribution of several species of rodents at the chief stations of Southern Ukraine (near the town of Berdiansk). For two years the distribution and numbers of the following rodents were repeatedly calculated, namely: of the fieldvole (Microtus arvalis Pall), steppe-lemming (Lagurus lagurus Pall), social vole (Microtus sociales Pall), hillock mouse (Mus musculus hortulanus Nordm.), forest mouse (Apodemus sylvaticus) and small grey hamster (Cricetulus migratorius Pall). Besides, the progressive spreading of the steppe-lemming was observed; this observation showed that the above rodent occured at first only on ploughlands (along watersheds), occupying then successively the virgin steppe, the old and new fallows and penetrating even into the river valley. At the same time the decline in numbers and the disappearance of the field-vole was going on, the latter animal making way as it were for the spreading lemming. That species has successively disappeared from ploughlands, virgin steppe and from old and new fallows, staying only (1935) in the river valley, where afterwards its numbers remained constant. The same reduction in spreading took place in the forest mouse population which kept on living only among the high grass of the river valley and ravines. To a lesser degree the same was observed with regard to the hillock mouse. The small grey hamster as well as the lemming, on the contrary, have increased in numbers during the years of observation. The reason of changes that happened in the rodent distribution is to be ascribed to the drought (1934) which caused the death of animal groups occupying all the plots, except the optimal ones. (The so-called stations of survival).

On the ground of the picture observed the following conclusions have been reached:

1. The whole area accessible to mouse-like rodents to live on, falls into a number of natural plots, i. e., stations or habitats of different value for the animals.

2. A habitat represents a plot having either a uniform vegetative cover and relief (more seldom) or a regularly repeated complex of vegetative associations connected with the micro- and mesorelief. A habitat often coincides with the boundaries of agricultural grounds, the two conceptions being near to each other.

3. All habitats may be divided into two groups, according to their importance for rodents: stations of survival and stations of temporary habitation. The remnants of the rodent population survive in the former, outliving there the unfavourable period during the years of decline in numbers. The animals, leaving the stations of survival, where they increased in numbers, move on to establish themselves in their temporary habitats (2nd group) when favourable conditions have settled. Such a colonization is carried out successively, corresponding with the degree of favourableness of separate habitats (stations of temporary habitation) to mouse-like rodents.

4. The habitat limits coincide for diverse species of mouse-like rodents, but the stations of survival and those of temporary habitation are different.

5. A restricted mobility of those rodents alongside with the slowness of their spreading result in making the groups of animals, occupying

separate habitats, autonomic and isolated to a certain degree. They form micropopulations whose life processes follow different ways. Every micropopulation has its owh history and fate. Stations of survival seem to be continuously inhabitated. Groups of animals having migrated to the stations of temporary habitation stay there till the next catastrophe, during which they die out at a rate, unequal in different habitats. After the lapse of some years (1—2) those plots become re-occupied by new-comers from the survival stations.

6. The above stated serves to confirm A. N. Formozov's point of view as to the necessity of transferring the centra of gravity in the struggle with predacious rodents to the years of their minimum numbers, pointing out at the same time that this struggle may be easily realized and localized at the stations of survival.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 4

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ХЛЕБНЫХ КЛЕЩЕЙ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

А. А. Захваткин

Из лаборатории онтомологии им. акад. Н. М. Кулагина Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета

I. ВВЕДЕНИЕ

1

До последнего времени господствовало убеждение, что хлебные клещи—представители семейств Tyroglyphidae и Glycyphagidae, вредящие зерну и продуктам его переработки,—являются чисто амбарными, синантропными формами, обитающими только в складских помещениях и жилищах и не встречающимися в природных полевых условиях.

Между тем, в специальной акарологической литературе уже давно начали накапливаться данные о случаях нахождения различных видов хлебных клещей вне амбаров и человеческого жилья—в полевой обстановке, на разнообразных растительных субстратах, на различных животных и в их норах. Так, еще в 1884 г. Berlese нашел гладкого хлебного клеща (Chortoglyphus arcuatus Tr.) в сене; в 1888 г. Canestrini сообщал о нахождении мучного клеща (Tyroglyphus farinae L.) в том же субстрате; Michael (1903) находил сильно вредящего продуктам в Западной Европе Tyrophagus longior Gerv. (1841) (T. infestans Berl., 1881, nec Oudemans 1926) в стогах сена и в сухой траве в норах полевок; Poppe (1907) собирал (в окрестностях Бремена) Tyroglyphus farinae L. на скворцах, а домашнего волосатого клеща (Glycyphagus domesticus Deg.) на скворцах, дроздах и в гниющем дереве; Oudemans (1912, 1913, 1915) приводит ряд случаев нахождения Aleuroglyphus ovatus Tr. и T. farinae в норах кротов, а последнего также и на водяной крысе; Krausse (1918) дает список видов клещей, обнаруженных им в собранных на зиму запасах в норе полевки Microtus agrestis, в котором фигурируют Glycyphagus domesticus и T. longior. Evenius (1925), наконец, наблюдал гипопсов T. farinae на полевом сверчке (Liogryllus campestris). Все эти данные, однако, так и не проникли в основную литературу по амбарным вредителям, имеющую вообще чрезвычайно узко прикладной характер и очень слабо использующую научные работы по трактуемым ею объектам. В самом деле, во всех сводках и руководствах по этим вредителям—книгах Горяинова (1925), Zacher (1927, 1933), Шорохова (1931), Румянцева (1934) и других авторов ни словом не упоминается о приведенных здесь указаниях на нахождение различных видов хлебных

клещей в полевой обстановке и в них безраздельно господствует „теория“ полной синантропности этих вредителей.

Дело оставалось в таком положении до того момента, когда непосредственные запросы практики поставили перед научно-исследовательскими учреждениями Союза задачу всестороннего изучения хлебных клещей, направленного к созданию рациональной научно-обоснованной системы мероприятий по защите урожая от этих вредителей. Одним из существенных разделов этой задачи явился общий вопрос об источниках и путях заражения зерна клещами и, в частности. выяснение возможности такого заражения в поле еще до поступления зерна нового урожая на склады и элеваторы.

2

Работы по изучению распространения и экологии хлебных клещей в полевых условиях и путей заражения ими зерна были начаты Научно-исследовательским институтом зоологии Московского университета осенью 1934 г., в течение второй половины августа и сентября сотрудниками лаборатории энтомологии был тогда проведен ряд полевых обследований — на Украине и в северной части Крыма (проф. Е. С. Смирнов), в Средневолжском и Нижневолжском крае (З. С. Родионов), в Барнаульском районе Западносибирского края (Б. С. Кузин) и в Башкирии (А. А. Захваткин). Эти обследования имели основной целью выяснение возможности заражения хлебными клещами зерна нового урожая, в соответствии с чем и строилась их программа; результатом их явилось установление факта широкого распространения хлебных клещей в поле во всех обследованных районах, и были намечены пути, по которым должна была развернуться дальнейшая исследовательская работа в этом направлении и строиться хозяйственные мероприятия по защите урожая от заражения его клещами[1].

В 1935 г. объем работ Института зоологии по этой теме значительно вырос, и она проводилась стационарно, на специально организованных для этой цели пунктах, функционировавших в течение всего летнего сезона (с мая по сентябрь). Таких пунктов было создано 3: 1) в Стерлитамакском зерносовхозе (Башкирской АССР), 2) в Благодарнинском зерносовхозе (Северокавказский край) и 3) в окрестностях г. Киржач (Ивановская область). В первом из них работа выполнялась А. Ф. Каменским, во втором—Е. Г. Бацылевым, в третьем—В. И. Степановой; кроме того, в августе того же года Е. М. Булановой были обследованы окрестности дер. Марфино, Кунцевского района под Москвой. Общее руководство работой осуществлялось З. С. Родионовым и пишущим эти строки.

При ее составлении существенную помощь автору оказали своими указаниями и советами проф. Е. С. Смирнов и З. С. Родионов, которым он пользуется случаем выразить и здесь свою глубокую благодарность, так же как и сотрудникам лаборатории энтомологии, непосредственно выполнявщих всю полевую часть данной работы, В. И. Степановой, Е. М. Булановой, А. Ф. Каменскому и Е. Г. Бацылеву.

3

При проведении полевых исследований, результаты которых мы здесь излагаем, применялась обычная акарологическая методика: изъятие проб из субстратов, их просеивание на тонких ситах и „выгона“

[1] Результаты этих обследований были тогда же доложены на ряде конференций и совещаний организаций системы Комитета по заготовкам и оформлены в виде статьи.

клещей из полученного отсева на аппаратах Тулльгрена. Ввиду большого разнообразия исследуемых субстратов (почва, сено, солома и пр.) и чрезвычайного различия их удельного веса пробы брались по объемному принципу; стандартом был избран 1 дм³ (литр) субстрата; в тех случаях, когда из объекта нельзя было выбрать такое количество материала, объем пробы измеряли мензуркой, и полученные результаты приводились к 1 дм³. Просев субстрата производился на миллиметровых хлебных ситах (или нескольких их секциях), причем такие материалы, как солома, сено, колосья и т. п., перед просевом измельчались ножницами. При изъятии большинства проб производилось также определение влажности субстрата, выполнявшиеся обычным способом—высушиванием в сушильном шкафу до постоянного веса. При исследовании на зараженность клещами живых растений описанная методика соответственно видоизменялась (ср. стр. 745).

II. ФАКТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

1. Район Стерлитамакского зерносовхоза

А. ПОЛЕВЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ ХЛЕБНЫХ КЛЕЩЕЙ

В связи с интенсивным хозяйственным использованием земель совхоза и окружающих колхозных территорий, а также и с местными природными условиями (отсутствие леса), подавляющее большинство скоплений мертвых растительных материалов, находимых здесь под открытым небом, создается в результате различных сельскохозяйственных операций, т. е. являются „искусственными"; резко выраженный зерноводческий уклон района сказывается в том, что большинство этих искусственных скоплений обязано своим существованием процессам, связанным с производством зерна (уборка, обмолот, очистка). „Естественные" скопления растительных остатков, образующиеся без участия человека (мертвый растительный „войлок", отлагающийся на задерненных участках, подстилка и запасы в норах грызунов), здесь немногочисленны, и удельный вес их в общей массе скоплений, разбросанных по полям, невелик. В соответствии с этим обзор полученных нами здесь материалов целесообразно начать с относящихся к этим „искусственным" объектам.

1. Стога сена. В период весенних полевых обследований (май—июнь) хлебными клещами были сильно заражены все прошлогодние, зимовавшие в поле стога сена и в них локализовались самые большие из встречавшихся в это время в природе колоний клещей; плотность их здесь часто достигала нескольких тысяч особей на кубический дециметр субстрата (например, в пробе, взятой 21.V из припочвенных слоев такаго стога, содержалась свыше 4 800 prosopon T. farinae). При ликвидации этих стогов—свозке сена в хозяйства и его использовании—неизбежно происходящей в течение весны и начала лета, до нового покоса, в их остатках (если таковые сохраняются на месте стога) сохраняются и фрагменты населявшей стог колонии, дальнейшая судьба которых зависит как от объема остаточных скоплений сена, так и от экоклиматической обстановки того участка, где они залегают: так, например, в небольшом таком скоплении толщиной около 30 см, расположенном на влажном лугу, клещи держались в течение всего лета и к осени значительно увеличились в числе (4.VI их здесь было 24 на 1 дм³ субстрата, а 7.VIII—свыше 500), тогда как в одинаковых по массе скоплениях, но расположенных на более сухих стациях, клещей не было уже через 10—12 дней после съемки основной части стога. В более мелких, быстрее иссушаемых остатках

стогов гибель населявших их колоний клещей происходила еще быстрее.

Ход заселения клещами новых стогов был прослежен нами в нескольких случаях; в одном из них—в большом стоге, сложенном 3.VII на мезофитном лугу, клещи начали попадаться в уловимых количествах лишь в начале августа, т. е. через месяц после укладки[1] стога, и к 20.VIII максимальная плотность их не превышала 42 экземпляров на пробу; в другом заражение стога было констатировано на 21-й день его существования, а в третьем—через 38 дней. Эти различия в темпе заселения отдельных стогов находятся также в связи с экологическими условиями мест их закладки: на более сухих стациях его идет определенно медленнее, чем на влажных. Заселение стогов всегда начинается с их припочвенного слоя, и лишь со временем клещи распространяются по его толще, охватывая все более удаленные от поверхности почвы слои сена; так, в том же стоге, сложенном 3.VII, 5.VIII, клещи занимали лишь непосредственно примыкающий к почве слой сена в 3—5 см толщины, и количество их в этом слое не превышало 4—7 на пробу, тогда как 20.VIII они попадались уже в числе до 14 на 1 дм^3 субстрата в слоях, лежащих на высоте 20—25 см от поверхности земли, а в припочвенном слое плотность их возросла до 40—42 экземпляров на пробу. В дальнейшем, при массовом размножении клещей в стоге мощность населяемого ими слоя сена может достичь 1 м, но основная масса клещей все же и тогда концентрируется в припочвенном горизонте стога и плотность их резко и более или менее равномерно убывает по мере удаления от основания стога; в периферических, поверхностных, слоях они не были найдены ни разу. Для иллюстрации сказанного может послужить такой пример: в очень сильно зараженном клещами объекте плотность их в припочвенном слое сена равнялась в среднем 7 000 экземпляров на пробу, на высоте 20—25 см—5 000 экземпляров, а на высоте 1 м—уже только 60 экземпляров. Как показали наши наблюдения, такой характер распределения клещей в толще субстрата находится в полном соответствии с режимом влажности различных горизонтов стога; некоторое представление о нем дают следующие цифры хода изменений влажности сена на различных уровнях стога, полученные тремя последовательными „разрезами“ одного из регулярно исследовавшихся объектов, сложенного 3.VIII.

Дата	Влажность сена в %		
	Припочвенный слой	Слой с высоты 20—25 см	Слой с высоты 1 м
7. VII	30,1	19,4	15,5
1. VIII	29,9	8,9	6,7
20. VIII	36,8	32,6	11,0

В другом случае влажность субстрата в этих трех горизонтах составляла в момент определения соответственно 42,5, 38,6 и 11%. Из этих цифр можно сделать заключение, что наиболее устойчивую и высокую влажность имеет незначительный по своей толщине припочвенный слой стога; на высоте 20—25 см амплитуда колебаний влажности уже очень велика и последняя здесь моментами опускается ниже предельной для развития клещей, а на высоте 1 м—почти постоянно держится вне этих пределов.

[1] Необходимо отметить, что применяющийся здесь способ кладки стогов очень примитивен, подкладывание под стог хвороста или досок, устройство стропил и т. п. не практикуется совсем.

В связи с этим зоной постоянного обитания клещей в стогах является лишь припочвенный их горизонт, а вышележащие слои бывают заняты ими лишь постольку, поскольку в них имеются необходимые для существования клещей условия влажности; в пределах этих слоев граница обитаемой клещами зоны подвержена непрерывным колебаниям. Объем занятого клещами пространства в стогах осенью и весной значительно больше, чем летом, и его изменения тесно связаны — через влажность субстрата — с метеорологическими условиями.

2. Ометы соломы. Крупные ометы соломы, складываемые на токах при молотьбе хлеба, в исследованном нами районе немногочисленны, так как почти вся посевная площадь совхоза убирается комбайнами; в прилегающих колхозах, однако, их довольно много. Картина их зараженности клещами во многом отличается от той, которую мы видим в стогах, причем наиболее существенными из наблюдаемых здесь различий являются следующие:

1. Весной количество клещей в ометах, оставшихся от уборочной предыдущего года, относительно очень невелико. В течение мая и начала июня оно во всех исследованных нами стогах не поднималось выше 80—120 экземпляров на 1 дм^3 субстрата, т. е. далеко уступало их количеству, наблюдавшемуся в это время в стогах. Вследствие того, что хозяйственное использование соломы идет весной и летом гораздо менее интенсивно, чем потребление сена, ометы сохраняются в среднем значительно дольше, чем стога (некоторые из них иногда даже повторно зимуют) и населяющие их колонии клещей имеют часто возможность беспрепятственно развиваться в них в течение всего теплого сезона; в этих случаях плотность их непрерывно увеличивается и к концу лета достигает огромных цифр — 5—7 тыс. экземпляров на пробу. Так, в одном из таких прошлогодних ометов число клещей на 1 дм^3 припочвенного слоя субстрата за время с 19.V по 5.VIII увеличилось с 80 до 7 200, т. е. в 90 раз, причем значительно увеличилось и пространство, занятое в стоге клещами: в мае ими был населен слой субстрата мощностью в 35—40 см, тогда как 5.VIII проба, взятая с уровня 1 м, содержала еще 56 клещей.

2. Заселение ометов, сложенных в данном сезоне, идет значительно медленнее и менее интенсивно, так что к осени количество клещей в них измеряется лишь единичными экземплярами на пробу и они локализуются здесь исключительно в соприкасающихся с почвой слоях соломы. Эти различия могут быть поставлены в связь с рядом специфических особенностей данных скоплений, а также и со свойствами слагающего их материала (меньшей исходной влажностью соломы в момент кладки омета и ее способностью быстрее и полнее отдавать в атмосферу содержащуюся в ней влагу), свойствами, определяющими соответствующие отличия в микроклимате скоплений соломы. Более существенными, на наш взгляд, являются два других момента, а именно сроки кладки ометов и экологический характер тех участков, на которых их обычно воздвигают. Значение более поздних (по сравнению со стогами) сроков кладки ометов заключается в том, что период, в течение которого происходит их заселение и размножение в них клещей, соответсвенно сокращается; благодаря же тому, что ометы обычно складываются на относительно сухих участках, очень слабо насыщенных в это время года клещами, отсыревание их припочвенных слоев идет медленнее, а заселение их клещами, приток которых из окружающей обстановки невелик, происходит менее интенсивно. Ввиду этого колонии хлебных клещей, развивающиеся в этих объектах, не успевают достичь до наступления холодов той численности, которую они приобретают в стогах сена.

3. Скирды скошенного хлеба. По своему большому объему, срокам кладки и ряду других особенностей скирды необмолоченного хлеба очень близки к ометам, в связи с чем очень сходен и характер создающейся в них экологической обстановки. При нормальных условиях уборки и обработки урожая эти скопления, однако, очень недолговечны, чем объясняется весьма слабое использование их хлебными клещами в качестве местообитаний. Из 17 скирд, исследованных нами в середине сентября 1934 г., лишь в 2 были найдены хлебные клещи, встречавшиеся здесь в единичных экземплярах в самом нижнем, непосредственно примыкающем к поверхности почвы слое материала; вышележащие горизонты скирды были в это время еще совершенно свободны от заражения клещами,[1] несмотря на их подчас значительную влажность. В тех же случаях, когда скирды остаются зимовать в поле (как это имело место в Стерлитамакском совхозе в 1934/35 г.), они весной оказываются сильно зараженными клещами, как и другие аналогичные объекты.

4. Скошенный хлеб в валках, копнах и снопах. Несмотря на то, что из этих объектов было взято на разных этапах уборки очень большое количество проб, ни в одной из них не удалось найти хлебных клещей; их отсутствие в этого рода скоплениях стоит, несомненно, в прямой связи с эфемерностью данных скоплений, не успевающих при нормальном ходе уборки быть использованными даже как временные местообитания.

5. Солома в кучах. Населенность клещами небольших по своей массе скоплений соломы, обильно рассеянных по полям и особенно многочисленных на территории селений, особенно велика весной и осенью. В мае ими были заражены практически все такие скопления, включая и имеющие очень незначительный объем (сантиметров 5—10 в толщину); в последних, впрочем, плотность их была весьма малой (4—5 экземпляров 1 дм³ материала). Позднее, по мере пересыхания более мелких скоплений, шедшего с различной интенсивностью на различных по степени увлажнения участках, число занятых хлебными клещами объектов этого рода постепенно сокращалось и в июле-августе достигло своего минимума; в это время клещи встречались лишь в припочвенном слое относительно крупных куч соломы (высотой в 40—50 см), мощность которых позволяла удерживаться влажности этого слоя на значительной высоте; в одной такой куче, например, имевшей около 3 м в диаметре и 50 см в высоту, влажность припочвенного горизонта соломы 4.VII равнялась 61,8%, а к 20.VII достигала даже 85,4%, в то время как на уровне 30 см от поверхности земли она составляла соответственно 33,4 и 7,3%, а в поверхностном слое держалась в пределах 1,8—3,1%; в этой куче, так же как и в других исследовавшихся в то же время клещей было немного—5—7 на литровую пробу.

При сентябрьском обследовании встречаемость клещей в скоплениях соломы была значительно выше, чем летом, и их обилие в нижних слоях более крупных куч часто выражалось довольно большими цифрами: 40, 50, 70 на 1 дм³ субстрата. Они встречались и во многих совершенно ничтожных по своей мощности скоплениях, как, например, „дорожках“ из соломы и мякины, оставляемых комбайном при его работе, так что средняя частота занятых ими в это время ме-

---

[1] По данным В. П. Романовой и Л. Ильинской (1935) в Азово-Черноморском крае наблюдалось заражение хлебными клещами значительно удаленных от поверхности почвы (на 50 см) внутренних слоев скирд, начавшееся с сентября; количество их здесь не превышало „10—20 на килограмм, в среднем гораздо меньше“.

стообитаний данного типа приближалась к той, которой характеризовались весенние месяцы.

Этими данными устанавливается, что в периоды повышенного увлажнения имеет место вполне ощутимая экспансия хлебных клещей, происходящая за счет временного занятия ими целого ряда объектов, в которых на это время устанавливаются соответствующие экологическим требованиям клещей условия влажности; при последующем высыхании этих объектов они пустеют, но в дальнейшем, при новом достаточно длительном увлажнении, могут быть вновь заселены хлебными клещами.

Необходимо еще отметить, что в очень сильно разложившейся, превращающейся в гумус соломе хлебные клещи почти не встречаются; можно думать, что изменившийся химизм субстрата является препятствием для обитания в нем этих животных.

6. Скопления отходов от очистки зерна. Многочисленные скопления различных отходов, образующиеся при очистке и сортировке зерна на токах, перевалках и вблизи зернохранилищ, интенсивно используются клещами в качестве местообитаний. Особенно большой плотности (до нескольких тысяч особей на литр субстрата) достигают их популяции в скоплениях тех фракций, основную часть которых составляют семена сорных растений и поврежденные зерна хлебных культур скоплениях, вообще характеризующихся относительно высокой и устойчивой влажностью. В мякине и других быстро высыхающих отходах хлебные клещи встречаются лишь при обильном поступлении в их скопления влаги извне, и численность их здесь не бывает особенно большой. Вледствие того, что большинство скоплений отходов отлагается осенью, в период наблюдаемой здесь широкой экспансии хлебных клещей, а многие из них—на сильно насыщенных последними участках, заселение этих скоплений клещами происходит обычно быстрее, чем заселение скирд, ометов и т. п.; на старых, давно эксплоатируемых токах, например, оно происходило в 10—15 дней. Распределение клещей в зараженных ими скоплениях отходов варьирует в зависимости от характера составляющего их материала; в кучах фуражных фракций этих отходов (т. е. содержащих значительный процент зерна и семян) они распределяются по толще субстрата значительно более равномерно, чем, например, в скоплениях сена и соломы, не отдавая здесь столь явного предпочтения припочвенным слоям субстрата и шире используя периферические, что, очевидно, связано с относительно равномерным распределением влаги по различным горизонтам этих скоплений и ее уже отмеченной устойчивостью. В скоплениях же мякины и аналогичных с ней по своей гигроскопичности „легких" фракций отходов клещи локализуются в нижних, более влажных слоях, как и в скоплениях других, сходных с ними по своим физическим свойствам материалов (например, соломы).

Степень использования клещами данного типа объектов очень различна в зависимости от их долговечности, определяемой в свою очередь степенью и темпами использования отходов в каждом данном хозяйстве; 1934 г. в Стерлитамакском зерносовхозе оно было значительно менее полным, чем в окружающих колхозах, и на его территории много таких скоплений так и остались в поле неубранными.

7. Стерня. Весной на вспаханных парах всегда можно встретить остатки стерни и соломы, выдранные и в большинстве случаев запаханные. В таких маленьких кучках соломы 23 и 30.V было найдено значительное количество клещей, до 100 на 1 дм^3 субстрата. По-

добные же остатки на подсолнечном поле, исследованные в то же время (16.V), оказались незараженными.

Стерня на корню, на невспаханных парах, остававшаяся там с прошлой уборочной, весной (в середине мая) содержит незначительное количество клещей. Тогда на 15 пучках был найден 1 хлебный клещ. Исследованное в конце июня в десять раз большее количество стерни (150 растений) оказалось свободным от клещей. Очевидно, сильное высыхание, испытываемое летом приподнятыми над землей остатками растений, создает неблагоприятные условия для существования в них клещей, и последние не поднимаются в стерню из почвы, заселенность которой в это время доходит до 5 экземпляров на 1 дм² поверхности.

В течение осени хлебными клещами в известной мере заражается новая стерня, остающаяся после снятия урожая данного года, но количество их здесь так мало, что они улавливаются лишь при обработке значительных масс измельченной ножницами стерни на аппаратах Тулльгрена; при простом же осмотре стерни их находить в это время не удавалось.

8. Почва и подземные части растений на полях. В почве культурных полей и на подземных частях самих возделываемых растений хлебные клещи встречались в течение всего периода работ. Основную массу их здесь составлял Tyrophagus campestez esquorum; мучной клещ (Tyroglyphus farinae L.) встречался в небольшом числе, а другие виды отсутствовали совсем. Концентрация клещей на растениях была, однако, столь незначительной, что они почти не попадались при непосредственном осмотре самих растений; вследствие этого нам пришлось отказаться от этого метода их обнаружения и применить следующий: определенное количество (100 экземпляров растений выдергивалось из почвы и просеивалось на ситах вместе с приставшими к корням частицами земли; из полученного отсева клещи экстрагировались как обычно на аппаратах Тулльгрена). Применение этой методики не давало нам, правда, точных данных о проценте населенных клещами растений и их локализации на последних, но ею точнее и значительно проще устанавливалась их средняя концентрация на растениях, занимающих определенную площадь исследуемого участка; размер пробной площадки был принят в 0,5 м², что соответствует, примерно, площади, занимаемой 100 экземплярами растений.

На яровых посевах колосовых культур количество клещей на самих растениях колебалось в широких пределах; в наибольшем числе— около 60 на пробу—они встречались здесь в конце мая и первой половине июня, в период вегетации посевов, когда засеянные поля имеют аспект богатых мезофитных лугов со все более высоким и сомкнутым травостоем; позднее, по мере созревания хлебов и соответствующего повышения ксерофильности полей, количество клещей в пробах резко упало, и в июле и августе оно составляло 1—3 (в среднем 2,3) на 100 исследованных растений. Снятие урожая не отражается сколько-нибудь заметным образом на численности клещей на растениях; как уже указывалось, концентрация их в стерне оставалась очень незначительной вплоть до конца сентября—момента окончания работ. Исследование почвы полей производилось выемкой проб площадью 1 дм² на глубину в 5 см с последующей обработкой отсева на экстракторах Тулльгрена. В каждой взятой таким образом пробе были обнаружены хлебные клещи, количество которых варьировало от 18 в начале июня (например, 8.VI) до 1—2 в июле и августе, т. е. со временем убывало так же резко, как и на подземных частях произрастающих здесь же растений. Пересчитывая

полученные цифры плотности клещей в пробе на площадь принятой нами при исследовании растительности пробной площадки в 0,5 м², легко установить общую плотность клещевого населения такой площадки: в начале июня она доходила до 956, а в июле—августе не превышла 50—150; средняя для всех исследованных за эти два месяца площадок выражалась в цифре 102,6 экземпляра. Недостаточность полученных нами материалов не позволяет нам притти к каким-либо определенным выводам о сравнительной населенности хлебными клещами различных типов культурных полей и более детально проследить их динамику в данных местообитаниях; в равной мере остаются неосвещенным и вопросы их локализации в пределах этих местообитаний и используемых здесь пищевых ресурсах; относительно последних можно только предположить, что таковыми здесь являются непроросшие зерна, отмирающие части корневой системы растений, остатки листовых влагалищ в их прикорневой части и тому подобные мелкие объекты растительного происхождения, диффузно залегающие в почве полей.

Немногочисленные почвенные пробы, взятые с паровых полей, показали, что и они более или менее населены хлебными клещами; так, в пробе, взятой 26.VI из-под прошлогодней стерни на пару, было найдено 5 хлебных клещей.

9. Мертвый растительный войлок. Небольшие скопления растительных остатков, образующиеся на поверхности почвы задерненных участков в результате естественного отмирания вегетативных частей травянистых растений, служат местообитанием для хлебных клещей лишь в тех случаях, когда влажность поддерживается здесь более или менее продолжительное время в пределах тех же, строго определенных границ. В силу малого объема этих скоплений такие случаи имеют место только в особых экоклиматических условиях—на более или менее заболоченных, влажных лугах, в соседстве с водоемами и т. п. На подобных участках нам неоднократно удавалось находить хлебных клещей не только весной и осенью, в периоды их широкой экспансии, но и летом; число особей в этих местообитаниях невелико; так, 23.V на одном таком участке их попадалось 10—12 на 1 дм³ субстрата, к середине июня уже только 4—5 и лишь в августе их опять стало несколько больше. В аналогичных скоплениях растительных остатков на суходольных лугах и пастбищах хлебные клещи нами не были встречены ни разу, что легко объяснить чрезвычайно быстрым высыханием этих скоплений.

10. Норы грызунов. Во всех без исключения норах полевых грызунов, раскопанных А. Ф. Каменским в течение всего периода работы, были найдены в более или менее значительном количестве хлебные клещи; ими были насыщены как устилающая дно ходов подстилка из мертвых растительных остатков (по большей части перемешанных с экскрементами грызунов), так и расположенная под нею почва; наиболее многочисленны (до 80—100 на 1 дм³ субстрата) были клещи в более глубоких частях нор, и количество их постепенно убывало в расположенных ближе к поверхности почвы отрезках галлерей и у входа в них; несколько слабее были заражены клещами траншеи, образовавшиеся вследствие обвала „потолка“ ходов из-за слишком близкого распололожения их к поверхности земли, но и в них (вернее, в устилающем их растительном войлоке) плотность клещей достигла в конце июля до 64 экз. на 1 дм³ просеянного субстрата; влажность последнего в это время обычно держалась в пределах 20—22,3%.

В районе Стерлитамакского зерносовхоза в полевых условиях были найдены следующие 7 видов хлебных клещей:

Tyroglyphus farinae L. Turophagus campester tesquorum A. Z. Caloglyphus rodionovi A. Z. Acotyledon rhizoglyphoides A. Z., Glycyphagus destructor (Schrk) Ouds., Gl. michaeli Ouds, Gl. domesticus Degeer.

Для характеристики сравнительной частоты нахождения этих видов в изученной местности может послужить следующая табличка, в которой случаи нахождения каждого из них приведены в процентах к общему числу проб, содержавших хлебных клещей.

Рассматривая первую графу этой таблицы, можно убедиться, что наиболее обычным и широко распространенным из хлебных клещей является здесь мучной (T. farinae) и что второе место в этом отношении занимает T. c. tesq.; все же остальные имеют очень низкие показатели встречаемости, колеблющиеся по видам лишь в узких пределах (2,9—7,3%). Сезонные изменения в этих соотношениях, явствующие из цифр, стоящих в следующих графах той же таблицы, несомненно, имеются налицо, но с достоверностью могут быть уста-

Название вида	% случаев нахождения в пробах					
	за весь сезон	за май	за июнь	за июль	за август	за сентябрь
T. farinae	72,0	92,3	66,6	39,3	80,0	67,7
T. camp. tesq.	58,7	23,0	48,0	21,0	50,0	77,4
Cal. rodionovi	4,5	5,4	—	—	10,0	—
Ac. rhizoglyphoides	2,9	7,7	—	—	—	3,23
Glyc. destuctor	7,3	—	—	—	—	16,1
G. michaeli	2,9	—	—	—	—	6,45
G. domesticus	2,9	7,7	—	19,7	—	—

новлены лишь для двух первых видов, так как число случаев нахождения всех следующих слишком мало, чтобы на их основании можно было бы строить какие-либо выводы: эти изменения заключаются в том, что осенью (в сентябре) частота нахождения Tyrophagus резко возрастает по сравнению с предыдущими месяцами, и он выходит по встречаемости на первое место среди компонентов интересующего нас комплекса.

По обилию особей T. farinae также стоит на первом месте, достигая в отдельных объектах плотности в 7 000 экземпляров на 1 дм³ субстрата и оставляя в этом отношении далеко позади себя все остальные виды, максимальная плотность которых редко превышала 80—100 экземляров на литровую пробу (Tyrophagus C. rodionovi) или даже исчислялась всего только в единицах (Acotyledon Gl. michaeli).

Наблюдавшееся распределение видов по различным типам объектов иллюстрируется следующими цифрами, показывающими число нахождений их в отдельных типах местообитаний, выраженное в процентах к общему числу случаев нахождения каждого вида.

Название вида	Стога сена	Ометы соломы	Солома и отходы в кучах	Мелкие скопления растительных остатков	Скирды	Кучи зерна в поле	Почвы и прикорневые части растений	Норы грызунов
T. farinae	31,8	9,1	25,0	13,6	2,27	—	13,6	4,5
T. camp. tesq	20,0	5,0	10,0	25,0	2,5	7,5	25,0	5,0
Cal. rodionovi	—	—	33,3	33,3	—	—	—	33,3
Ac. rhiz	50,0	—	50,0	—	—	—	—	—
G. destructor	80,0	—	20,0	—	—	—	—	—
G. michaeli	—	—	100,0	—	—	—	—	—
G. domesticus	—	—	—	—	—	—	—	100,0

Из этих данных следует, что наиболее эвритопными в местных условиях являются опять-таки T. farinae и T. camp. tesq., занимающие все типы объектов, в которых вообще возможно существование хлебных клещей; распределение их по местообитаниям разнится главным образом в том, что Tyrophagus использует чаще, чем первый вид, малые по своему объему и кратковременные скопления субстратов и является преобладающим видом в почве полей и на подземных частях растений (например, на корневой системе всходов культивируемых злаков); на эти типы местообитаний приходится свыше половины всех случаев нахождения данного вида (у T. farinae 27,2%). Об экологическом ареале C. rodionovi можно сказать только, что он здесь невелик; этот вид встречался лишь в сильно разложившихся субстратах, главным образом соломе и, как уже указывалось, только в очень небольшом числе проб. Наиболее стенотопным из всех видов являются Glycyphagus domesticus, строго привязанный здесь к норам грызунов и G. michaeli, найденный только в кучах старой, более или менее перегнившей соломы; G. destructor (а также и A. rhizoglyphoides) встречается также в последних, но, помимо того, еще и в стогах сена, являющихся даже основными из его полевых местообитаний.

Недостаточность полученных нами данных не позволяет хотя бы сколько-нибудь полно обрисовать видовые различия в отношении к влажности субстрата; наличие таковых только намечается следующими цифрами минимальной влажности, при которой были находимы в прозопальной и вегетативных стадиях некоторые из рассматриваемых здесь видов: T. farinae—11,9% T. camp. tesq.—16,2% C. rodionovi—22,3%.

В дополнение ко всему сказанному следует отметить еще следующие особенности, характеризующие состояние полевого населения хлебных клещей в рассматриваемом нами сейчас районе.

1. В акароценозах всех заселенных ими местообитаний хлебные клещи являются почти единственными представителями семейств Tyroglyphidae и Glycyphagidae; в совокупности всех изучавшихся объектов другие, не амбарные, виды этих семейств были встречены всего один раз, крупная колония Cosmoglyphus redikorzevi A. Z.—в куче отходов от провеянной ржи, где этот вид обитал совместно с T. farinae. Здесь, таким образом, в занимаемых в природе клещами обоих этих семейств нишах „амбарные“ виды безраздельно господствуют над специально „полевыми“ (т. е. видами, не заходящими в зернохранилища).

2. Бросается в глаза полное отсутствие в пробах хищников-кле-

щей семейства Cheyletidae, обычных в других условиях спутников хлебных Tyroglyphoidea; эти специализированные хищники были найдены здесь только в амбарах, да и то лишь один раз. Это любопытное явление, о причинах которого сейчас трудно что-либо сказать, ставит, несомненно, в особо благоприятные условия размножение хлебных клещей в местных полевых условиях.

2. Ворошиловский зерносовхоз (Северокавказский край)

А. ПОЛЕВЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ ХЛЕБНЫХ КЛЕЩЕЙ

Работы, проводившиеся в Ворошиловском зерносовхозе (Благодарное, Северокавказского края) показали сходную в общих чертах картину распространения хлебных клещей в поле с той, которая наблюдалась в Стерлитамакском районе. Анализ полученных результатов позволил, однако, уловить и ряд различий между ними, не являющихся на наш взгляд случайными. Наиболее существенные из этих различий таковы:

1. Более или менее долговременными местообитаниями для хлебных клещей здесь служит в среднем меньшее число надземных объектов—преимущественно более крупные искусственные скопления растительных остатков; в небольших по своей массе скоплениях этих материалов колонии клещей, населяющие их весной, редко сохраняются до середины лета, и встречаемость их здесь в июле и августе очень мала; из 19 проб, взятых из таких объектов в течение этих двух месяцев, лишь одна заключала клещей (Tyrophagus perniciosus единичные экземпляры); эта проба была изъята из кучки гниющей травы, расположенной на берегу реки, влажность обитаемого слоя и при выборке пробы равнялась 38,6%. В связи с концентрацией колоний клещей в отностительно меньшем числе объектов, количество местообитаний, приходящееся на единицу площади, в среднем меньше—они более разрежены и разобщены. Правда, весной и поздней осенью и здесь наблюдается некоторая экспансия клещей и охват ими более многочисленных временных местообитаний, но в летний период минимума относительно малая частота местообитаний выражена вполне ясно.

2. Наличие хлебных клещей в ряде выбранных здесь почвенных проб с глубины в 14,16 и даже 28 см позволяет предположить, что ими здесь более широко используются все представляющиеся возможности обитания в почве—в ее трещинах и расщелинах, особенно в тех случаях, когда они забиты растительными остатками: такие случаи особенно часты на старых, эксплоатируемых несколько лет подряд токах и перевалках, почва которых оказывается насыщенной клещами на большую глубину. Это предположение, однако, еще недостаточно обосновано фактами, чтобы можно было особенно энергично на нем настаивать.

3. Даже в крупных объектах—ометах и стогах—ни разу не наблюдалось таких многочисленных колоний клещей, как те, которые встречались нам в аналогичных условиях в Башкирии: на 1 дм^3 субстрата здесь не приходилось больше нескольких десятков экземпляров. Единственный случай нахождения их в тысячах относится к совершенно своеобразному объекту—яме с остатками сорняков (отходы от очистки зерна), подвергавшихся обильному увлажнению; ссыпанные сюда около 20.IV к 22.V они уже были насыщены клещами в степени,

характеризующейся образованием в отсеве на субстрате „войлочного слоя“ из них.

В. ВИДОВОЙ СОСТАВ КОМПЛЕКСА ХЛЕБНЫХ КЛЕЩЕЙ

Полевая фауна хлебных клещей складывается здесь всего из пяти видов, а именно: 1) Tyroglyphus farinae L., 2) Tyrophagus perniciosus A. Z., 3) Tyrophagus campester tesquorum A. Z., 4) Caloglyphus rodionovi A. Z., 5) Glycyphagus destructor Schrk.

Таким образом, здесь, как и в Стерлитамакском районе, преобладающими по своей частоте видами являются T. farinae, Tyrophagus,

Название вида	% случаев нахождения в пробах				
	за весь сезон	за май	за июнь	за июль	за август
T. farinae	56,4	80,0	85,8	50,0	27,7
T. perniciosus	41,0	10,0	19,2	50,0	66,6
T. c. tesq.	—	—	—	—	5,5
C. rodionovi	7,7	10,0	—	—	5,5
C. destructor	2,6	—	—	—	5,5

причем и средняя встречаемость первого вида также заметно выше, чем последних. Сезонные изменения соотношений их частоты равным образом протекают по той же схеме, как в Башкирии. Столь резкого различия в обилии между видами, как наблюдавшиеся в районе Стерлитамака, мы здесь не видим, что связано, с одной стороны, с тем, что T. farinae не образует в данных условиях столь обильных по числу особей колоний, а с другой—заметно большим обилием Tyrophagus и C. rodionovi. В характере распределения видов по различным типам местообитаний замечаются след. различия: T. camp. tesq. был найден здесь только на вегетирующих растениях и в почве, и во всех других местообитаниях заменен T. perniciosus. В круге объектов, подвергавшихся исследованию, здесь также почти не встречались другие, внеамбарные виды Tyroglyphoides, из которых за все время работ был найден только один, ближе пока не определенный вид рода Cosmoglyphus Ouds (1932), может быть C. kraineri Berl. С другой стороны, хищные хэйлетиды здесь очень богаты видами—помимо обычного Cheyletus eruditus Schrk., здесь были найдены в изобилии Cheyletus aversor Rohd. (1936) и Cheletomorpha lepidopterorum Shaw. и единичные особи Acaropsis sapiens Rohd.] и весьма многочисленны, встречаясь почти во всех типах местообитаний, занимаемых хлебными клещами.

3. Окрестности г. Киржача (Ивановская промышленная область) и Москвы

Исследования сотрудников Института зоологии в Киржачском районе Ивановской области и в окрестностях Москвы производились по программам, несколько отличным от той, по которой велись работы в Стерлитамакском и Благодарненском районах и в течение более короткого времени, вследствие чего не все полученные ими результаты могут быть сопоставлены с вышеизложенными данными. Тем не менее ими в известной мере освещаются основные черты распределения хлебных клещей в местных природных условиях;

ввиду сходства последних в обоих названных районах полученные в них материалы мы рассмотрим в одном разделе.

А. ПОЛЕВЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ ХЛЕБНЫХ КЛЕЩЕЙ

В условиях лесной полосы круг объектов, заселяемых хлебными клещами, расширяется включением в него некоторых видов растительных субстратов, отсутствующих в степях — например, лесной подстилки, в пробах которой здесь были найдены различные виды хлебных клещей: Tyroglyphus farinae. Glycyphagus michaeli, G. destructor. К сожалению, на этот субстрат не было обращено должного внимания, и распределение клещей в нем не подвергалось специальному изучению; таким образом, можно только констатировать факт их обитания в данном субстрате, но ничего нельзя сказать о том, в какой степени он ими используется. Дальнейшее расширение комплекса местообитаний хлебных клещей, наблюдаемое в этих местностях, происходит за счет заселения ими ряда эфемерных скоплений растительных остатков, использовать которые они в других природных условиях не успевают, а именно — еще не сложенного в стога сена, скошенного хлеба в валках, копнах и снопах и даже полегших колосьев (с. Марфино, август 1935 г.). Как быстро происходило заселение подобных объектов (в обстановке исключительно, правда, дождливого лета 1935 г.), показывают следующие примеры.

1. В сене, скошенном 7.VIII и оставшемся из-за дождливой погоды разбросанным на поверхности луга, уже 11.VIII, т. е. через 5 дней, были обнаружены в значительном количестве хлебные клещи, преимущественно T. farinae и G. destructor.

2. При уборке урожая с опытных посевов Киржачского пункта часть сжатой в снопы пшеницы осталась стоять под дождем в поле 6 дней; сразу после того, как снопы были привезены с поля, был произведен анализ, показавший наличие в них единичных экземпляров T. farinae и T. noxius [1].

Таким образом, скорость заселения клещами новых объектов здесь в 4—6 раз больше, чем в южных, более сухих районах. В результате этого общее число местообитаний хлебных клещей в рассматриваемых сейчас местностях было очень большим, а стациальное размещение — очень широким; при этом сколько-нибудь значительных сезонных или связанных с погодными условиями изменений в распределении клещей по местообитаниям, а самих местообитаний по исследованным территориям в течение лета (конец мая — конец августа) подметить не удалось.

В большинстве исследованных объектов, содержавших хлебных клещей, численность их была относительно небольшой; самые крупные их колонии и здесь, как обычно, локализовались в кучах старой соломы и стогах сена, но ни в одном из них плотность этих колоний не достигала тех цифр, с которыми нам приходилось сталкиваться при полевых обследованиях в Башкирии. Необходимо еще отметить, что в акароценозах почти всех этих объектов хлебные клещи определенно занимали подчиненное положение, значительно уступая в численности различным неамбарным видам гироглифид, из которых два — Tyrophagus campester campester A. Z. и Mycetoglyphus fungivorus Ouds — здесь встречались в массе.

---

[1] Этот вид, в полевых условиях здесь не встречающийся, был высеян на опытные делянки с зараженным семенным материалом и удержался на них до осени.

В Киржачском районе в полевых условиях были найдены следующие виды хлебных клещей:

1) Tyroglyphus farinae L., 2) Glycyphagus destructor (Schrk) Ouds, 3) Glycyphagus michaeli Ouds, 4) G. cadaverum (Schrk) Ouds, 5) Chortoglyphus arcuatus Tr.

Видовой состав „полевого“ комплекса хлебных клещей здесь, следовательно, резко отличен от такового рассмотренных выше местностей; в нем совершенно отсутствует целый ряд видов, обычных в других местностях (Caloglyphus rodionovi, ряд Tyrophagus'ов Acotyledon) и, с другой стороны, имеется налицо Chortoglyphus, не найденные ни в Башкирии, ни на Северном Кавказе. Столь широко рспространенные в более южных районах Tyrophagus'ы здесь в природных условиях не встречаются, а заменяющий их здесь T. campester campester в амбары и зернохранилища не заходит, т. е. не может быть включен в число „хлебных“ видов.

Из перечисленных 5 видов доминирующим является T. farinae, найденный в 61,6% всех проб, содержавших клещей; на втором месте стоят Glycyphagus destructor и G. cadaverum, найденные оба в 15,4% проб; встречаемость остальных видов не выше 5—10%.

Наиболее высокие цифры обилия также относятся к T. farinae.

Помимо этих видов, в тех же объектах встречались в массе многие неамбарные виды Tyroglyphidae: Mycetoglyphus fungivorus Ouds, Tyrophagus campester A. Z. и Cosmoglyphus sokolovi. sp. n. Из хищных амбарных клещей здесь были найдены Cheyletus eruditus Schrk. и Ch. furibundus Rohd.—оба в единичных экземплярах.

В окр. Марфино распространенный в поле комплекс хлебных клещей складывался из тех же видов, как в Киржаче (за исключением не найденного здесь Chortoglyphus arcuatus); количественные соотношения между его компонентами были, примерно, те же. Из неамбарных видов Tyroglyphoidea здесь были найдены еще два вида р. Ctenoglyphus — C. plumiger C. L. Koch и C. canestrinii Arman., особенно обильные в старом сене.

В другом пункте окрестностей Москвы — с. Волхонском — была сделана единственная пока находка Aleuroglyphus ovatus Tr., колония которого обнаружена в норе полевки (Microtus sp.).

III. Обобщения и выводы

Материал, изложенный в предыдущем разделе, в сопоставлении с некоторыми полученными другими авторами данными по экологии хлебных клещей в амбарах и лабораторных условиях, дает возможность сделать следующие обобщения и замечания, в известной мере освещающие закономерности распространения этих клещей в полевых условиях.

1. Во всех исследованных нами земледельческих районах хлебные клещи широко распространены в полевой обстановке. В совокупности этих районов в поле найдены следующие 11 видов хлебных клещей:

Сем. Tyroglyphidae

1. Tyroglyphus farinae (B., 1758).
2. Tyrophagus perniciosus A. Z., 1935.
3. Tyrophagus campester tesquorum A. Z.
4. Aleuroglyphus ovatus (Troup., 1879).
5. Caloglyphus rodionovi A. Z., 1935.
6. Acotyledon rhizoglyphoides A. Z., 1936.

Сем. Glycyphagidae

7. Glycyphagus destructor (Schrk, 1781) Ouds., 1905.
8. Glycyphagus michaeli Oudes, 1903.
9. Glycyphagus domesticus (de Geer, 1778).
10. Glycyphagus cadaverum (Schrk.) Ouds. 1905.
11. Chortoglyphus arcnatus (Troup., 1879).

Таким образом, из 18 видов хлебных клещей, зарегистрированных в СССР[1] в поле до сих пор не обнаружены следующие семь: Tyrolichus casei (Ouds, 1910), Monieziella entomophaga (Lab. 1864), Glycyphagus fustifer Ouds, 1903., Gl. ornatus Kramer, 1876[2], Cometarus smirnovi A. Z., 1936, Blomia Kulagini A. Z., 1936, Ferminia fusca (Ouds, 1902) и Tyrophaqus noxius A. Z. Из этих видов лишь последний встречается местами в нaших зернохранилищах в большом числе, все же остальные редки и имеют в пределах Союза спорадическое распространение. В число же видов, распространенных в поле, входят ряд наиболее вредных массовых видов (T. farinae, T. perniciosus, Gl. destructor и др.).

2. Местообитаниями хлебных клещей в полевых условиях являются:

1) Скопления разнообразнейших растительных остатков: стога сена, солома в ометах и кучах, мертвая органическая подстилка лесов и открытых задерненных участков, подстилка и запасы в норах грызунов и т. п.

2) Почва культурных полей и подземные части самих растений. Таким образом, природные ресурсы субстратов, пригодных для обитания в них хлебных клещей, огромны, и очерчиваемое их совокупностью жизненное пространство, потенциально могущее быть заселенным ими, чрезвычайно обширно.

3. Объем использования клещами в качестве местообитаний обширных природных запасов растительных остатков определяется в основном двумя факторами: 1) длительностью сохранения в их скоплениях влажности на уровне, обеспечивающем существование клещей, и 2) долговечностью самих скоплений. Как известно, минимальная влажность субстрата, при которой вообще возможно существование в нем хлебных клещей, колеблется в зависимости от рода субстрата в пределах от 11 до 13,2% (для сена и соломы по определениям Каменского — 11,6% для муки — 11,2%, для зерна — пшеница — 13,2% и т. д.); оптимальной для их развития можно считать влажность субстрата в 30—60%, предельной — 80—90%. В соответствии с этим хлебные клещи обитают и размножаются в каком-либо субстрате лишь пока колебания его влажности не выходят за указанные пределы.

Материал, приведенный в настоящей статье, показывает, что в создании такого относительно устойчивого режима влажности в скоплениях растительных остатков, а соответственно и жизненных возможностей в них для клещей, принимает участие целый ряд качественно различных факторов, а именно: 1) объем скопления; 2) относительная гигроскопичность материала и связанная с ней быстрота отдачи им влаги в атмосферу; 3) метеорологические условия; 4) экологические (главным образом экоклиматические условия мест залегания скоплений) и 5) время (сроки) их образования (resp. кладки). Значение объема (массы) скопления для длительности сохранения в нем (или хотя-бы определенных его частях, например,

[1] А. А. Захваткин, Краткий определитель хлебных клещей, Москва, 1935. То же, изд. 2-е, Москва, 1936. А. А. Захваткин, Б. Б. Родендорф, Определитель амбарных клещей (в печати).

[2] Летом 1936 г. этот вид был найден в норах грызунов в окрестностях Москвы.

припочвенных слоях) достаточной для жизни клещей влажности очевидно, и вряд ли требует особых пояснений: каждому ясно, что всякое мелкое, открыто лежащее скопление субстрата быстрее пересыхает целиком, чем более крупное, и что влажность большинства таких малых по своей массе скоплений находится в полном подчинении ходу метеорологических условий; насквозь промокая при каждом дожде и столь же быстро высыхая в первый же сухой, солнечный день, эти скопления испытывают слишком быстрые и широкие по своей амплитуде колебания влажности, что бы в них могли жить столь требовательные к влаге организмы, как хлебные клещи. Обитание их в мелких скоплениях субстрата становится возможным, как мы видели, лишь в особых условиях их залегания — в норах грызунов, под пологом леса, на болотистых, избыточно увлажненных стациях и т. д.; с другой стороны, в крупных скоплениях, как стога, ометы и т. п., достаточно высокая влажность сохраняется, как было показано весьма продолжительное время[1]. Роль различий в гигроскопичности субстрата усматривается из сопоставления соответствующих данных о стогах сена (стр. 741), соломе (стр. 742) и скоплениях фуражных отходов (стр. 743), обладающих различной скоростью влагоотдачи, в связи с чем, очевидно, находятся и указанные выше отличия в распределении по их толще и обилию занимающих их популяций хлебных клещей. Большое значение метеорологических условий и, в первую очередь, количества осадков для использования хлебными клещами разбросанных в поле скоплений растительных субстратов усматривается как из факта резкого сокращения круга занятых клещами местообитаний в периоды засухи и его расширения при весеннем увлажнении и обильных осенних осадках, так и из многих других; напомним только отмеченные нами колебания численности клещей в ряде объектов, связанные через влажность субстрата с общим ходом метеорологических условий, такие же колебания обитаемой клещами зоны в крупных объектах (стр. 741) и, наконец, очень резкие различия в частоте местообитаний хлебных клещей в различных по своим климатическим особенностям районах[2]. В какой степени влияет экологическая обстановка мест залегания скопления на создание в них благоприятных для клещей условий влажности, видно на примере небольших по мощности скоплений мертвого органического войлока, отлагающегося на дернистых участках (стр. 746); эти скопления служат местообитанием клещей лишь при достаточном и непрерывном снабжении их водой из окружающей среды и общей низкой испаряемости мест их залегания — условиях, нормально осуществляющихся лишь в нескольких определенных типах стаций, — в лесах, на заболоченных лугах, в соседстве с водоемами или же при особо обильных и частых осадках (Киржач, 1935). Наконец, представление о роли сроков образования скоплений на создающийся в них микроклимат могут дать указанные выше факты, касающиеся ометов соломы и скирд; складываемые в обычно сухой и теплый период уборки урожая и его обработки, они медленнее насыщаются влагой до уровня, необходимого для заселения их клещами, чем складываемые раньше стога сена.

---

[1] В определении режима влажности субстратов и его различий в различных слоях образуемых ими скоплений значительную роль играет также и плотность самого субстрата, от которой сильно зависит степень его аэрации (З. С. Родионов).

[2] Влияние метеорологических условий на характер распространения хлебных клещей в поле сказалось очень ярко в необычно жаркое и засушливое лето 1936 г., когда их удавалось находить лишь в очень немногих полевых местообитаниях и они были вообще очень малочисленны.

Что касается роли долговечности скоплений в определении степени их использования клещами в качестве местообитаний, то напомним только сказанное о стогах и ометах с одной стороны, и эфемерных объектах, вроде снопов и пр. — с другой для суждения о роли этого фактора необходимо принять в расчет, что 1) для того, чтобы какой-либо объект вообще мог быть заселенным хлебными клещами, необходимо, чтобы в нем предварительно успели создаться соответствующие условия влажности (накопление влаги — отсыревание припочвенных слоев), обеспечивающие, например, превращение в телеонимф — попадающих в него расселительных гипопусов; 2) что самое заселение требует определенного времени, вариирующего в зависимости от степени насыщения клещами окружающей обстановки и посещаемости объекта животными-переносчиками, и 3) от продолжительности существования объекта, естественно, зависит и число успевающих развиться в нем поколений. В соответствии в этим обильные популяции хлебных клещей мы находим лишь в относительно долговечных объектах.

4. В почве засеянных и паровых полей хлебные клещи встречались при ее влажности от 8,5%; локализуются они здесь на непроросших зернах, падалице, отмирающих частях корневой системы растений и листовых влагалищах и других мелких растительных остатках, влажность которых не могла быть определена; на самих растениях (на их подземных и прикорневых частях) встречаются только виды Tyrophagus группы campester.

5. Совокупность полевых местообитаний хлебных клещей может быть разбита на основании изложенного на две группы: 1) постоянные и 2) временные местообитания; среди последних мы можем в свою очередь различать: а) более длительно функционирующие в качестве таковых объекты и б) кратковременные „прибежища". Полученные нами материалы в сопоставлении с имеющимися в литературе указаниями дают нам пока право отнести к числу постоянных местообитаний, перманентных резерваций хлебных клещей в поле, лишь норы грызунов и некоторых насекомоядных (крота). Мы видели, что хлебные клещи в них держатся в течение всего теплого сезона, и нахождение их здесь зимой документируется уже цитированными данными Krausse и Oudemans. В этих местообитаниях хлебные клещи редко достигают особого обилия, но встречаемость их очень высока. Возможно, что к этой же группе нам в дальнейшем придется отнести и почву культурных полей и мертвую органическую подстилку в лесах, но данные для этого еще не накопились в достаточном количестве. Недавняя работа Романовой и Ильинской (1936), установившая зимовку хлебных клещей в поверхностных слоях почвы в Азово-Черноморском крае, подтверждает это предположение. К долговременным местообитаниям могут быть причислены все крупные скопления растительных остатков, создаваемые хозяйственной деятельностью человека: стога сена, омета, крупные кучи различных отходов. В них создаются и более или менее длительно поддерживаются оптимальные для размножения клещей условия, и если бы их существование не пресекалось хозяйственным использованием составляющих их материалов, в них можно было бы видеть оптимальные полевые местообитания хлебных клещей. Так или иначе, в них концентрируются основные контингенты природных запасов хлебных клещей, и роль их как местообитаний чрезвычайно велика. Указанные выше факты нахождения огромных популяций хлебных клещей в этих объектах ранней весной и поздней осенью наряду с тем обстоятельством, что в ранне-весенних пробах из них находились исключительные по

плотности скопления, состоящие из одних половозрелых особей, позволяют думать, что они служат одним из основных по своему значению „зимовочных убежищ“ для клещей и что эти скопления взрослых клещей аналогичны описанным Родионовым (1936), „зимовочным скоплениям“, наблюдаемым в амбарах. К сожалению, нам не хватает еще данных, чтобы утверждать правильность такого предположения. Кратковременными обитаниями для хлебных клещей служат преимущественно мелкие надземные скопления растительных субстратов. За счет их временного занятия клещами в периоды высокого увлажнения происходят отмеченные нами периодические экспансии хлебных клещей, более ощутимые в районах с резкой диференцировкой осадков по месяцам; в избыточно увлажняемых местностях этим же определяется большая частота полевых местообитаний хлебных клещей, их характеризующая. Вообще говоря, в пределах широкого круга объектов, используемых клещами как местообитания, имеют место постоянные, не прекращающиеся изменения в состоянии их населения; быстрые вспышки размножения клещей в каждой подходящей точке сменяются не менее быстрым их затуханием; распределение клещей по объектам и внутри каждого из них и их обилие подвержено перманентным колебаниям, вследствие чего и наблюдаемые нами картины их размещения в природе лишь с трудом могут быть уложены в стандартные экологические схемы.

6. Каждый из исследованных нами районов характеризуется определенными особенностями в „полевом“ распространении свойственного ему комплекса хлебных клещей. Наблюдаемые здесь различия касаются, как мы видели, следующих пунктов: 1) масштаба использования ими местных ресурсов кормовых субстратов, выражаемого как в широте охвата клещами различных типов скоплений этих субстратов, так и в общей частоте занятых ими местообитаний, а также и в характере сезонных изменений этих величин; 2) обилия клещей в определенных типах местообитаний и 3) удельного веса хлебных клещей в „тироглифоценозах“ обитаемых ими объектов.

Сближая эти факты с тем, что было сказано о факторах, определяющих и ограничивающих распространение хлебных клещей в полевых условиях (§ 3), мы приходим к предположению, что они стоят в тесной связи с различием в климатических особенностях соответствующих местностей, в первую очередь с их бюджетом влаги. Действительно, в более засушливых степных районах (Благодарное) клещами населено летом относительно небольшое число объектов — преимущественно более крупные или так или иначе защищенные скопления растительных остатков, вседствие чего средняя частота их местообитаний здесь меньше, чем в других обследованных местностях; обилие их здесь в среднем также не очень велико. Однако хлебные клещи являются здесь доминирующими во всех «тироглифоценозах», в которые они входят, т. е. они оказываются в данных условиях наиболее приспособленными к их использованию из всех встречающихся здесь Tyroglyphoidea. Таким образом, относительно узкие рамки, в которых оно здесь осуществляется, логично поставить в связь со сказывающимся здесь решительно во всем общим дефицитом влаги и приписать ему роль основного из ограничивающих размножение клещей в поле факторов среды. В более богатом осадками Стерлитамакском районе ограничивающее действие недостатка влаги имеет, как можно заключить из приведенного материала (стр. 743), скорее сезонный характер, весьма ощутимо сказываясь в июне и июле и заметно слабее — весной и осенью, когда имеет место значительная по масштабу экспансия хлебных клещей и занятие ими большого числа вре-

менных местообитаний. В связи с тем, что в местных условиях они так же, как и в Ставрополе, безраздельно господствуют в соответствующих „полевых“ тироглифоценозах и обилие их выше, чем в других районах, эти условия можно считать близкими к оптимальным для основных видов хлебных клещей. Наблюдавшуюся, наконец, в обоих исследованных северных районах (Киржачском и Московском) картину особенно широкого распространения хлебных клещей в поле и охвата ими ряда объектов, в других районах не используемых, естественно отнести за счет повышенной влажности этих районов, особенно сказавшейся в бывшее здесь исключительно богатыми осадками лето 1935 г. Вместе с тем отмеченное в этих местностях относительно малое обилие хлебных клещей в обширном круге занимаемых ими здесь местообитаний сразу же говорит о том, что в данных природных условиях размножение их контролируется уже не только влажностью, имеющейся здесь в избытке, но и другими факторами, из которых, вероятно, наибольшее значение имеет недостаток тепла и энергичная конкуренция в использовании общего жизненного пространства с занимающими те же ниши неамбарными видами тироглифид, видимо, менее термофильными и быстрее размножающимися, чем хлебные виды, при относительно низких температурах. Что же касается также характерной для данных условий стабильности в распределении клещей в поле, то ее, вероятно, можно объяснить крайней монотонностью метеорологических условий в течение всего теплого сезона 1935 г., когда проводились все изложенные наблюдения. Высказанные здесь предположения имеют, разумеется, самый общий, ориентировочный характер. Только продолжительные исследования в большем числе различных по своим климатическим особенностям точек смогут дать более определенное решение затронутых здесь вопросов.

7. Различные виды хлебных клещей распространены в поле неодинаково. Наиболее эвритопным из них во всех исследованных районах является Tyroglyphus farinae, занимающий все типы местообитаний, в которых вообще встречались хлебные клещи; в границы его обширного экологического ареала почти целиком и вписываются ареалы всех остальных видов этого комплекса. На втором месте по эвритопности стоят Tyrophagus, населяющие также весьма обширный круг объектов и стаций и почти полностью вытесняющие другие виды на подземных и прикорневых частях живых травянистых растений. Calogiyphus rodionovi встречен в немногих местообитаниях, преимущественно в гниющей соломе и некоторых других разлагающихся органических веществах; в таких же субстратах встречается и Acotylidin rhizoglyphoides. Большинство видов Glycyphagus -Gl. destructor, G. michaeli и G. cadaverum явственно тяготеет к сену и соломе и в других субстратах в поле почти не встречается; Gl. domesticus, наконец, встречается почти исключительно в норах, грызунов (один раз найден в Азово-Черноморском крае в скирдах необмолоченного хлеба), к которым строго приурочен и Aleurogiyphus ovatus.

8. Не менее резки существующие между отдельными районами различия в видовом составе полевого комплекса хлебных клещей. Полученные по этому вопросу материалы могут быть резюмированы следующей таблицей.

Таким образом, общими всем исследованным районам являются лишь два вида — T. farinae и Gl. destructor; два вида — Acotyledon rhiz. и Gl. michaeli — найдены лишь в трех первых районах (Киржач,

[1] По материалам, поступавшим на определение из Азово-Черноморской стазра и других краевых организаций.

Название вида	Местность				
	Окр. г. Киржач	Окр. г. Москвы	Район Стерлитамакского зерносовхоза	Благодарненский зерносовхоз	Различные пункты Азово-Черноморского края[1]
Tyroglyphus farinae	+	+	+	+	+
perniciosus	−	−	−	+	+
» camp. tesqu.	+	+	+	−	−
Aleuroglyphus ovatus	−	+	−	−	−
Caloglyphus rodionovi	−	−	+	+	+
Acotyledon rhizoglyphoides	+	+	+	−	−
Glycyphagus destructor	+	+	+	+	+
» michaeli	+	+	+	−	−
» domesticus	−	−	+	+	+
» cadaverum	+	−	−	−	−
Chortoglyphus arcuatus	+	−	−	−	−

Москва, Башкирия); Calogl. rodionovi, G. domesticus и Tyr. camp. tesquorum общи Стерлитамакскому и Благодарненскому районам и Азово-Черноморскому краю; T. perniciosus встречен только в двух последних; наконец, G. cadaverum и Chortoglyphus найдены пока лишь в Ивановской области, Aleuroglyphus ovatus — в окрестностях Москвы. Различия в видовом составе интересующего нас комплекса, как и следовало ожидать, отвечают степени различия между природными условиями соответствующих районов: наиболее близки между собой по фауне районы Киржача и Москвы, с одной стороны, и Благодарненский район с исследованными местностями Азово-Черноморского края — с другой; Стерлитамакский район занимает как бы промежуточное положение между обеими группами местностей, совмещая в своей акарофауне черты той и другой. Из сказанного следует, что в распространении компонентов „полевого“ комплекса хлебных клещей имеется налицо определенная географичность, и каждый из них обладает географически определенным ареалом распространения в полевых условиях. В настоящее время еще не накопилось достаточного количества данных для того, чтобы мы могли обрисовать границы этих ареалов, но уже сейчас можно считать вероятным предположение, что они в основном совпадут с границами более крупных ландшафтно-географических подразделений нашей территории. Закономерности географического распространения хлебных клещей в полевых условиях окажутся, вероятно, сходными с теми, какими управляется распределение сорной растительности посевов; в самом деле, аналогии между последней и хлебными клещами очень велики в силу их тесной связанности с культурой сельскохозяйственных растений, определяющей основные пути и способы их расселения. В будущем наметятся, вероятно, и естественные „первичные“ ареалы хлебных клещей, „центры происхождения“, из пределов которых произошло их последующее расселение человеком, но вряд ли легко будет решать, где они натурализовались в результате этого расселения, а где являются „аборигенами“. Большой интерес в этом отношении представит изучение неземледельческих районов и местностей, еще не затронутых человеческой культурой, к которому, к сожалению, еще до сих пор не приступили.

ЛИТЕРАТУРА

1. Berlese, Acar. Myriape. Scorp. Ital. fasc. XIV, №№ 4 et 9, 1884.— 2. Canestrini, Prospetto Acar. Ital. III — Evenius, 1915, Zool. Anz. — 3. Горяинов, Амбарные вредители и меры борьбы с ними. Москва, 1925—1934. Социал. земледелие, № 244, 22.X.1934.— 4. Krausse, Arch. f. Naturg., Abt. A, 84, 1918.— 5. Michael, Brit. Tyroglyphidae, vol. II, 1903.— 6. Oudemans, Entom. Ber. III, № 63, 64 et 65, 1913; ibid. № 68, 1912.— 7. Poppe, Abh. Naturwiss., Ver. z. Bremen, XIX, H. 1, 1907.— 8. Романова и Ильинская, Защита растений, № 2, 1935.— 9. Румянцев, Амбарные вредители и меры борьбы с ними, Москва, 1934.— 10. Шорохов С., Амбарные вредители. 1931.— 11. Шорохов П., Насекомые, клещи и мышевидные грызуны, вредящие зерну и продуктам его переработки, Москва, 1934.— 12. Zacher, Vorrats-Speicher- u. Materialschädl. u. ihre Bekämpfung, 1927.—

LES HABITATS NATURELS DES TYROGLYPHES, NUISIBLES AUX DENRÉES

par Al. Zachvatkine

Institut de Zoologie de l'Université de Moscou

Résumé

1. Les Tyroglyphes, inféstant le grain et la farine, sont loin d'être exclusivement synanthropes; la pluspart d'entre eux est largement repandue hors des greniers et des habitations humaines, dans les champs, les prés et les forêts. Des 18 espèces de ces Acariens, nuisibles aux denrées en URSS, les 12 suivantes furent trouvées dans des conditions rurales:

1. Tyroglyphus farinae (L).
2. Tyrophagus perniciosus A. Z.
3. » campester tesquorum A. Z.
4. Aleuroglyphus ovatus (Troup).
5. Caloglyphus rodionovi A. Z.
6. Acotyledon rhizoglyphoides A. Z.
7. Glycyphagus destructor (Schrk.) Ouds.
8. » michaeli Ouds
9. » domesticus Deg.
10. » cadaverum (Schrk.) Ouds.
11. » ornatus Kram.
12. Chortoglyphus arcuatus (Troup.).

2. Les principaux des habitats ruraux de ces espèces sont de diverses accumulations de débris végétaux: les meules de foin et de paille, les entassements de feuilles mortes, les nids de différentes espèces de rongeurs. On les rencontre aussi dans le sol des champs cultivés et sur les parties souterraines des graminées, ces dernières etant surtout fréquentées par les espèces du genre Tyrophagus.

3. La condition essentielle, nécessaire pour le développement de Tyroglyphes dans les accumulations de débris végétaux, est qu'elles conservent assez longtemps un degré élevé d'humidité (depassant, par ex., 11.9 pour cent pour le foin et la paille) et que ces accumulations elles même aient une durée plus ou moins prolongée. La première de ces condition est determinée par différentes causes, dont le volume de l'accumulation, le milieu écologique où elle se trouve, les propriétés hygroscopiques du substratum et les conditions méteorologiques sont les principales.

4. Les habitats naturels des Tyroglyphes peuvent être divisés en 2 catégories, 1) les habitats temporaires, et 2) les habitats permanents; ceux de la première categorie se subdivisent à leur tour en deux groupes: les habitats éphémères, et ceux de plus longue durée. Les nids de rongeurs nous fournissent seuls l'exemple d'habitats naturels permanent, tandis que tous les autres habitats ruraux n'ont qu'une valeur plus ou moins temporaire.

5. Chaque région climatique est caracterisée par l'ensemble des Tyroglyphides l'habitant, ces différences spécifiques touchant la liste des espèces dont il est formé et leur distribution écologique.

6. L'aire de dispersion de diverses espèces dans les conditions rurales est fort différente: Tyroglyphus tarinae L. et Glycyphagus destructor Schrk. sont les plus largement répandues. Tyrophagus perniciosus et Caloglyphus rodionovi sont localisées dans les parties méridionales de l'URSS, tandis que Glycyphagus michaeli, G. cadaverum Schrk. et Chortoglyphus arcuatus paraissent l'être, au contraire, dans les parties septentrionales de ce pays.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 4

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ И ХИЩНЫХ КЛЕЩЕЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ КОНЦЕНТРАЦИИ И СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Н. П. Смарагдова

Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ

1. ВВЕДЕНИЕ

Изучение вопросов борьбы за существование в природе имеет большое теоретическое и практическое значение. Вместе с тем выяснение законов взаимодействия различных видов животных друг с другом требует применения точных количественных методов. В последние годы Гаузе (1, 2, 3, 4, 5) был произведен ряд исследований над ростом смешанных популяций различных видов беспозвоночных. Экспериментируя с одноклеточными организмами, из которых одни пожирают другие, он нашел, что непрерывные периодические колебания численности жертв и хищников в результате их взаимодействия (которых следовало ожидать на основании математических соображений Лотка и Вольтерра) не всегда осуществляются в условиях опыта. При небольшой концентрации жертв хищник может совсем не привиться, в более же плотной популяции жертв он прививается, уничтожает жертвы до конца и вслед за этим вымирает сам. Лишь в некоторых специальных случаях имеют место периодические колебания численности хищников и жертв.

Все это указывает на то, что процессы борьбы за существование в природе между жертвами и хищниками чрезвычайно сложны и требуют очень детального изучения.

Настоящее исследование роста смешанной популяции вредных растительноядных (Aleuroglyphus ovatus) и хищных (Cheyletus eruditus) клещей посвящено изучению взаимодействия жертв и хищников в зависимости от их числовых соотношений и среды обитания. Частично предварительные данные этих опытов уже вошли в работу Гаузе, Смарагдовой и Витта (5).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве материала для опытов были взяты два вида клещей, из которых один питается растительной пищей, вредный мучной клещ (Aleuroglyphus ovatus, Troup), а другой—хищник [Cheyletus eruditus, (Schrk) Ouds.], пожирающий вредного клеща. Кроме того, некоторые опыты были проведены и с несколькими видами жертв.

В основном опыты были поставлены на муке и манной крупе, а также на смеси муки с пшеном и чистом пшене.

Методика заключалась в следующем: в маленькие пробирки около 1 см в диаметре и 1,5 см высотой насыпалась навеска 0,2 г того или иного корма. Все это стерилизовалось в течение 15 минут при 120°, затем увлажнялось во влажной камере в течение нескольких часов при 20—25°, после чего засаживались клещи. Пробирочка с заложенной таким образом культурой ставилась в небольшой стаканчик, края которого смазывались вазелином для того, чтобы воспрепятствовать переползанию клещей из одной куль уры в другую. Стаканчики в свою очередь помещались в чашку с водой, неплотно прикрытую стеклом. Вода служила одновременно как для большей изоляции культур друг от друга, так и для создания достаточной влажности воздуха. Все опыты, о которых будет итти речь ниже, ставились одинаково, по единой выработанной методике. Подсчет клещей производился периодически таким образом: культура перемешивалась (препаровальной иглой), высыпалась на стеклянную пластинку, делилась копьецом на несколько равных частей (2, 4, 8, 16, 32 и т. д. в зависимости от количества клещей) и в одной или двух из этих частей производился подсчет клещей. Результат пересчитывался на целую культуру и выражался числом особей в 0,2 г среды.

3. СХЕМЫ ОПЫТОВ

Опыты с хищными и вредными клещами производились в двух направлениях: во-первых, были взяты различные начальные соотношения жертв и хищников от 5 до 688 жертв на 5—7 хищников. Во-вторых, были поставлены опыты с постоянным внесением одинакового количества клещей жертв и хищников в культуры в разные промежутки времени, начиная от ежедневных подсадок и до подсадок на каждый 12-й день. Кроме того, были проведены опыты на средах разной плотности (мука, пшено, смесь муки с пшеном, манная крупа).

Схемы опытов этих трех групп представлены на таблицах 1, 2, 3 и 4.

Таблица 1. Предварительные опыты с различными концентрациями жертв на муке

Table 1. Preliminary experiments with different concentrations of prey on flour

Число жертв Number of prey	86	344	688	86	344	688	0
Число хищников Number of predators	0	0	0	7	7	7	7

Таблица 2. Опыты с различными концентрациями жертв на муке и манной крупе

Table 2. Experiments with different concentrations of prey on flour and semolina

0,2 г муки 0,2 gr. of flour	Aleuroglyphus ovatus	5	10	25	50	75	100	125	150	200	250	300	—
	Cheyletus eruditus	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	—
0,2 г манной крупы 0,2 gr. of semolina	Aleuroglyphus ovatus	5	10	25	50	75	100	125	150	200	250	300	400
	Cheyletus eruditus	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5

Таблица 3. Опыты с иммиграциями (в двух сериях: первая серия на 0,2 г муки, вторая серия на 0,2 г манной крупы)

Table 3. Experiments with immigrations (in two series: 1st series on 0,2 gr. flour and 2nd series on 0,2 gr. semolina)

Количество клещей Number mites		Сроки подсаживания клещей в культуру	
Aleuroglyphus ovatus	Cheyletus eruditus	Intervals of time of the mites immigrations into the culture	
2♀	2 взросл.	Ежедневно	Daily
2	adult		
2	"	На 2-й день	Every 2nd day
2	"	" 3-й "	" 3rd "
2	"	" 4-й "	" 4th "
2	"	" 6-й "	" 6th
2	"	" 8-й "	" 8th "
2	"	" 12-й "	" 12th "

Таблица 4. Опыты на средах разной плотности (мука, пшено и смесь муки с пшеном)

Table 4. Experiments on media of different density (flour, millet and flour and millet mixed)

Среда Media		Количество жертв Number of prey							Количество хищников Number of predators
					C. rodionovi		Risogliphus		
Мука Flour в г	Пшено Millet в г	A. ovatus	T. farinae	T. putrescentia	♀	hypopus	♀	♂	
—	0,2	40	40	40	1	10	5	5	0
0,2	—	40	40	40	1	10	5	5	0
0,1	0,1	40	40	40	1	10	5	5	0
—	0,2	40	40	40	1	10	5	5	10
0,2	—	40	40	40	1	10	5	5	10
0,1	0,1	40	40	40	1	10	5	5	10

4. Результаты опытов

А. ОПЫТЫ С РАЗЛИЧНЫМИ КОНЦЕНТРАЦИЯМИ ЖЕРТВ НА МУКЕ

Предварительный опыт (схема в табл. 1) показал, что взаимодействие хищников и жертв неодинаково при различных численных начальных соотношениях между ними.

В табл. 5 указана продолжительность существования популяции Aleuroglyphus ovatus в культуре с хищником, в зависимости от начальной концентрации Aleuroglyphus ovatus.

Таблица 5. Продолжительность существования популяции Aleuroglyphus ovatus в культуре с хищником, в зависимости от начальной концентрации Aleuroglyphus ovatus

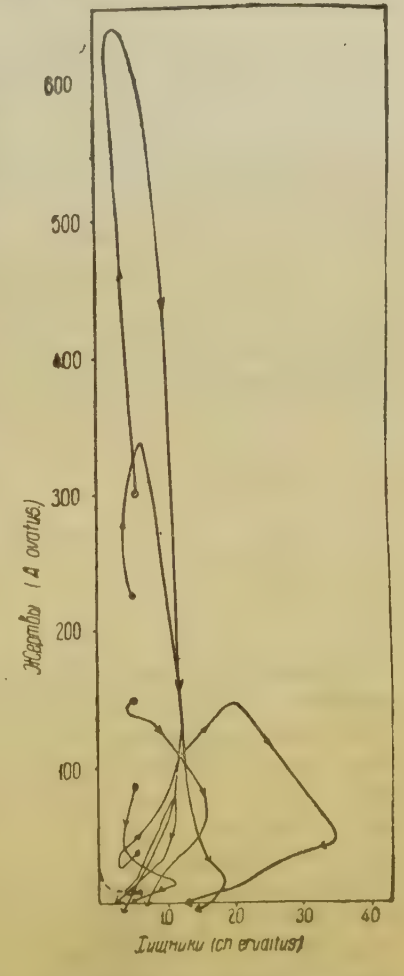
Table 5. Length of existence of a population of Aleuroglyphus ovatus in a culture with predators, depending on the initial concentration of Aleuroglyphus ovatus

Количество жертв в 0,2 г муки Number of prey in 0,2 gr. of flour	Количество хищников в 0,2 г муки Number of predators in 0,2 gr. of flour	Время, в которое хищники уничтожили жертв до конца Time during which the predators entirely exterminated the prey
86	7	72 дня
344	7	42 „
688	7	Хищники не привились

Оказалось, что при начальном соотношении 344 жертвы на 7 хищников процесс борьбы между ними закончился значительно быстрее, чем в первом случае, когда мы имели 86 жертв на то же число хищников. При слишком большом количестве жертв хищники совсем не привились и Aleuroglyphus ovatus продолжали развиваться. Отсюда появилась мысль о наличии оптимального соотношения между хищниками и жертвами, при котором уничтожение последних протекает наиболее интенсивно.

Следующая серия опытов на муке показала, что не только при слишком большом числе жертв, но и при очень малом их числе хищники также не всегда прививаются.

На рис. 1 изображен весь процесс взаимодействия между Aleuroglyphus ovatus и Cheyletus eruditus при различных начальных соотношениях между ними. Здесь суммированы данные всех опытов и часть опытов с близкими концентрациями объединена вместе. Например, для 5—10, 25—50, 75—100 жертв на 5 хищников вычерчено по одной средней кривой. Эти кривые были получены следующим образом.



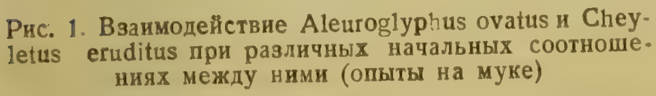

Рис. 1. Взаимодействие Aleuroglyphus ovatus и Cheyletus eruditus при различных начальных соотношениях между ними (опыты на муке)

Fig. 1. Interaction between Aleuroglyphus ovatus and Cheyletus eruditus with different initial relations (experiments on flour)

Непосредственные данные опытов были нанесены на миллиметровую бумагу, и полученная эмпирическая кривая изменения концентрации жертв и хищников во времени выравнена от руки. На основа-

иии этой выравненной кривой были построены кривые, приведенные на рис. 1, где по оси абсцисс отложена концентрация Cheyletus eruditus в 0,2 г муки, а по оси ординат соответствующая концентрация Aleuroglyphus ovatus.

Если мы сравним все эти кривые между собой, то увидим, что в одних случаях жертвы имели возможность до некоторой степени увеличиться в своей численности сравнительно с начальной концентрацией, прежде чем хищники начинали разреживать популяцию; в других случаях хищники уничтожали жертв так интенсивно, что число жертв с самого начала опыта все время уменьшалось и, наконец, при очень небольших концентрациях жертв Cheyletus eruditus в отдельных случаях совсем не прививались и развивалась чистая популяция Aleuroglyphus ovatus.

В цифрах это можно выразить таким образом:

Таблица 6. Максимальное увеличение популяции жертв в течение опыта против первоначально посаженной в опыт популяции, в зависимости от начального численного соотношения между жертвами и хищниками

Table 6. Maximal increase of the prey population in the course of the experiment, above the initial population introduced into the experiment in its dependence upon the initial relation of prey and predators

Начальная концентрация на 0,2 г муки. Initial concentration on 0,2 gr. of flour		Максимальное увеличение популяции жертв в течение опыта против первоначально посаженной, прежде чем они были уничтожены хищником. Maximal increase of prey population during the experiment above that first introduced, before the prey's extermination by the predators.	Примечание
жертв prey	хищников predators		
5—10	5	В 10,6 раза	Кроме того, имели место случаи непрививания хищников
25-50	5	„ 3,9 „	
75—100	5	Популяция не увеличилась	
150	5	То же	
200—250	5	В 1,5 раза	
300	5	„ 2,1 „	

Таким образом, оптимальное соотношение между жертвами и хищниками с точки зрения интенсивности взаимодействия между ними довольно четко выступает при вычислении прироста их против первоначального числа при наличии хищника. Этот прирост отсутствует при концентрации жертв, равной 75—150 на 0,2 муки при 5 хищниках. Следовательно, с точки зрения быстроты прививания хищников это соотношение следует считать оптимальным.

С точки же зрения продолжительности существования Aleuroglyphus ovatus в смешанной культуре с Cheyletus eruditus оптимум несколько перемещается в сторону большей концентрации жертв. На рис. 2 показана кривая средней продолжительности существования популяции вредных клещей (жертв) при разных количествах жертв на 5 хищников в 0,2 г муки. Под средней продолжительностью существования популяции подразумевается время, в которое хищники

уничтожили до конца Aleuroglyphus ovatus. Наибольшая продолжительность опытов наблюдается при самом малом и при самом большом числе Aleuroglyphus ovatus. При средних же концентрациях жертв Cheyletus eruditus уничтожали их быстрее. Оптимум в этом случае находится около 225 жертв на 5 хищников в 0,2 г муки. Следует от-

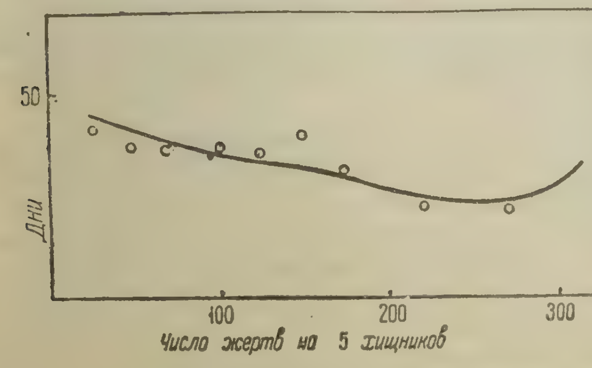


Рис. 2. Средняя продолжительность существования популяции жертв при разном количестве их на 5 хищников в 0,2 г муки

Fig. 2. Mean duration of existence of a prey population of different number with 5 predators in 0,2 gr. of flour

метить также и влияние температуры на процесс борьбы за существование. Специальных опытов с разными температурами мы не ставили, но если сравнить, например, продолжительность опытов при концентрации 100 жертв на 5—6 хищников в 0,2 г муки в разной температуре, то окажется, что

при	18—21°	Cheyletus eruditus	уничтожили жертв в	40 дней
„	23—25°	„ „	„ „ „	25 „
„	27—29°	„ „	„ „ „	70 „

Таким образом, оптимальная температура для скорейшего уничтожения Aleuroglyphus ovatus хищными клещами при этом соотношении лежит около 23—25°.

B. ОПЫТЫ С ИММИГРАЦИЯМИ (на муке)

Опыты с иммиграциями были поставлены для исследования вопроса о том, какую роль в динамике роста смешанной популяции хищников и жертв играет приток особей из соседних местообитаний.

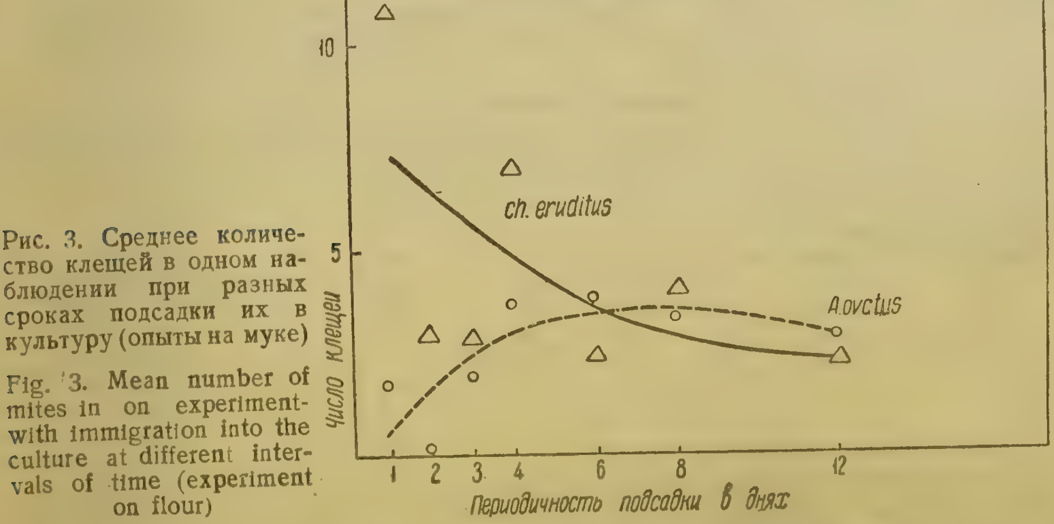


Рис. 3. Среднее количество клещей в одном наблюдении при разных сроках подсадки их в культуру (опыты на муке)

Fig. 3. Mean number of mites in on experiment with immigration into the culture at different intervals of time (experiment on flour)

Нами была исследована роль подсадок-иммиграций Aleuroglyphus ovatus и Cheyletus eruditus (см. выше описание схемы опытов), производящихся с различной частотой. При обработке результатов опытов

было вычислено среднее количество клещей (хищников и жертв) на одно наблюдение для культур с разными сроками подсадки в них животных. Оказалось (рис. 3), что при частых подсадках Aleuroglyphus ovatus не имели возможности развиваться, при более редких же они развивались до известной концентрации. В противоположность этому Cheyletus eruditus хорошо развивались при частых иммиграциях, и чем реже происходили подсадки, тем меньшим было число хищников в каждом наблюдении. Эти результаты хорошо согласуются с описанными нами выше наблюдениями.

В самом деле, в описанных выше опытах при малых концентрациях жертв и хищников, т. е. при малой вероятности встречи хищников с жертвами, Cheyletus eruditus иногда не прививались и Aleuroglyphus ovatus имели возможность беспрепятственно развиваться. Аналогично этому в опытах и с иммиграциями при сравнительно редких подсадках (а следовательно, и малой вероятности встречи жертв с хищниками) Aleuroglyphus ovatus также имели возможность увеличиваться в своей численности. При частых же иммиграциях хищники легко находили Aleuroglyphus ovatus и уничтожали их. Таким образом, частота иммиграций сильно влияет на состав смешанной популяции.

C. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МЕЖДУ ЖЕРТВАМИ И ХИЩНИКАМИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Опыты, проведенные на муке, пшене и смеси муки с пшеном, показали, что при одних и тех же начальных условиях динамика взаимодействия жертв и хищников различна в зависимости от среды обитания.

В табл. 7 приведены средние данные из этих опытов.

Таблица 7. Изменение соотношений между жертвами и хищниками при одинаковых начальных концентрациях на разных средах

Table 7. Changes in the relation between prey and predators upon different media the initial concentrations being equal.

	Мука 0,2 г 0,2 gr. of flour		Смесь муки и пшена по 0,1 г Mixture of flour and millet 0,1 gr. of each		Пшено 0,2 г 0,2 gr. of millet.	
	жертвы prey	хищник. predators	жертв prey	хищник. predators	жертв prey	хищник. predators
Начальная концентрация . Initial concentration	141	10	141	10	141	10
Через 8 дней In days' time	131	11	164	8	92	8
„ 19 „	236	68	100	36	24	20
„ 26 „	60	24	12	12	0	12
„ 36 „	5	12	1	5	0	0
„ 43 „	3	12	0	2	—	—
„ 50 „	0	1	0	0	—	—

Оказалось, что чем плотнее была среда в наших опытах, тем лучше развивались жертвы и тем медленнее их уничтожали хищники. Плотность среды, затрудняющая проникновение хищника при охоте за жертвами, уменьшает интенсивность взаимодействия между ними. На муке вредные клещи были уничтожены через 43 дня, на смеси муки с пшеном—через 36 дней и на пшене—через 19 дней.

При сравнении результатов опытов, поставленных на манной крупе, с опытами на муке (по той же схеме) (рис. 4), мы получили подтверждение описанной выше закономерности: весь процесс борьбы происходил на манной крупе (среде более рыхлой и оказывающей меньшее сопротивление проникновению клещей) значительно быстрее, чем на муке. При этом неприживание хищников на манной крупе имело место лишь при больших концентрациях жертв, при малых же концентрациях жертв поглощение их хищниками протекало весьма интенсивно и неприживание, наблюдавшееся на муке, не имело места. В отличие от муки на манной крупе хищники совсем не допускали также и начального возрастания популяции Aleuroglyphus ovatus ни при каких концентрациях.

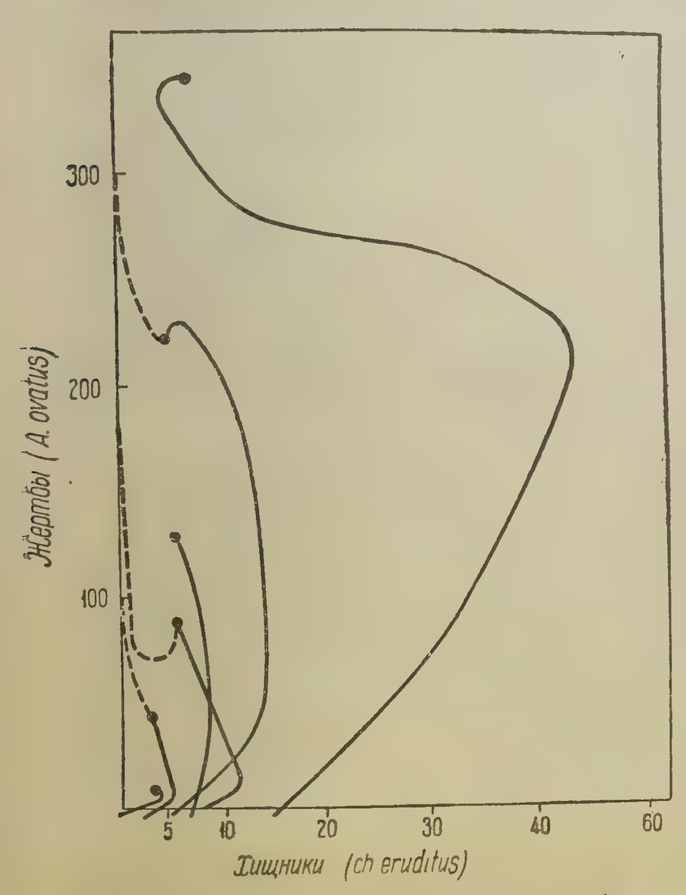


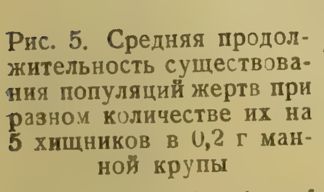
Рис. 4. Взаимодействие Aleuroglyphus ovatus и Cheyletus eruditus при различных начальных соотношениях между ними (опыты на манной муке)

Fig. 4. Interaction between Aleuroglyphus ovatus and Cheyletus eruditus with different initial relations (experiments on semolina)

Сравнение рис. 1 и 4 ясно показывает разницу во взаимодействии жертв и хищников на муке и на манной крупе.

Продолжительность опытов на манной крупе показана на рис. 5.

Интересно отметить разницу в продолжительности опытов на муке и на манной крупе при одних и тех же концентрациях Aleuroglyphus ovatus и Cheyletus eruditus. Начало кривой средней продолжительности жизни популяции вредных клещей в присутствии хищника на манной крупе прямо противоположно тому, что мы наблюдаем на муке.



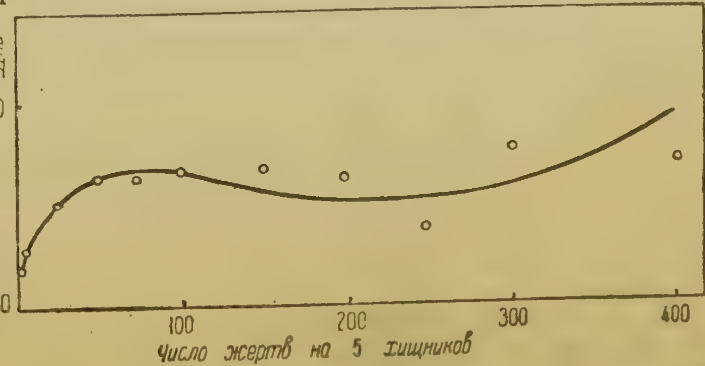


Рис. 5. Средняя продолжительность существования популяций жертв при разном количестве их на 5 хищников в 0,2 г манной крупы

Fig. 5. Mean duration of existence of a prey population of different number with 5 predators in 0,2 gr. semolina

При самых малых концентрациях Aleuroglyphus ovatus на муке опыты оказались самыми продолжительными (рис. 2), тогда как на манной крупе при тех же концентрациях весь процесс борьбы закон-

чился в самый короткий срок по сравнению с другими культурами с большей концентрацией жертв.

При сравнении опытов с иммиграциями, поставленных на муке (рис. 3) и манной крупе (рис. 6), также видна разница в интенсивности взаимодействия между этими видами клещей, связанная с плотностью среды. При редких посадках (на 12-й день) на манной крупе относительно более мощных хищники успевают уничтожить увеличивающуюся популяцию жертв до конца, в то время как на муке, где они оказываются относительно более слабыми, хищники не успевают этого сделать.

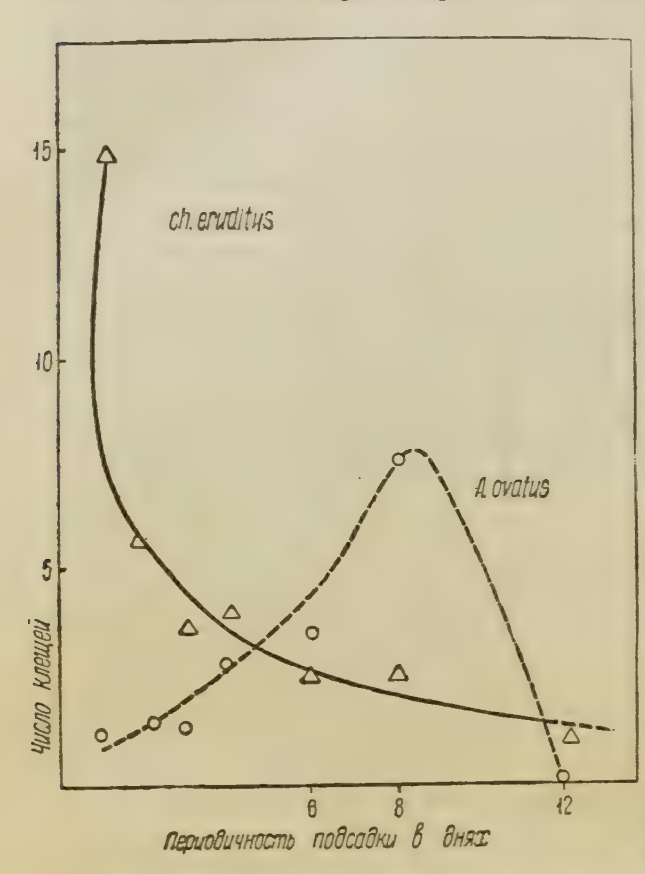


Рис. 6. Среднее число клещей в одном наблюдении при разных сроках посадки их в культуру (опыты на манной крупе)

Fig. 6. Mean number of mites in on experiment with immigration into the culture at different intervals of time (experiments on semolina)

5. Некоторые биологические наблюдения

В заключение необходимо сказать несколько слов о характере взаимодействия между вредными и хищными клещами.

Нами неоднократно наблюдалось, что Cheyletus eruditus пожирали не только жертв, но и друг друга. Однако это имело место только в том случае, если жертв или совсем не было, или же их было очень мало, причем всегда нападали более взрослые хищники на более молодых. Наблюдалось также, что личинки Cheyletus eruditus пожирают яйца своего собственного вида. Пожирания яиц жертв не наблюдалось; однако, в свете всех наших наблюдений это является весьма вероятным. Один случай нападения хищника на жертву удалось проследить от начала до конца. Хищник схватил жертву и некоторое время держал ее, пока она не перестала двигаться. Затем он начал высасывать ее содержимое. Несколько раз хищник менял положение, продолжая сосать в разных местах тело жертвы. При этом хищнику понадобилось около 1 часа (53 мин.) на то, чтобы справиться с одной крупной жертвой (самка Aleuroglyphus ovatus), причем по окончании этой процедуры жертва имела вид сморщенного пустого мешочка, а хищник раздулся до почти округлой формы. Уничтожение хищником мучных клещей прекрасно описали в свое время Newstead и Duvall (6).

Неоднократно наблюдалось также, что хищник охраняет отложенные им яйца. Яйца прикрепляются обычно к субстрату кучкой по 10—15 и более штук. Хищник стоит над ними, постепенно передвигаясь от яйца к яйцу. Отогнать его от яиц бывает весьма трудно: он возвращается на старое место. Если подползает другой хищник, то

хищник-охранитель прогоняет его. При одном из наблюдений такому хищнику была поднесена на игле жертва; он немедленно схватил ее и начал высасывать. Обычно же хищники поданную им таким образом жертву не пожирают. Охрана яиц становится понятной после наших наблюдений за пожиранием яиц личинками хищника.

Жертвы в отличие от хищников характеризуются весьма большой пассивностью и неповоротливостью. Специальной заботы о потомстве, подобной хищникам, у них нами никогда не наблюдалось.

6. Выводы

1. Не при всех начальных соотношениях Aleuroglyphus ovatus и Cheyletus eruditus хищник уничтожает жертву до конца и вымирает сам. При очень больших и очень малых концентрациях Aleuroglyphus ovatus хищник не всегда прививается. Вместе с тем существует оптимальное соотношение этих видов клещей, при котором хищник наиболее быстро уничтожает вредных клещей, что может иметь практическое значение. В наших опытах оптимальным соотношением для муки было 150—200 Aleuroglyphus ovatus на 5 особей Cheyletus eruditus в 0,2 г муки.

2. В различных условиях обитания борьба за существование между жертвами и хищными клещами протекает с различной интенсивностью. При одних и тех же оптимальных соотношениях между жертвами и хищниками уничтожение хищниками вредных клещей идет тем медленнее, чем плотнее среда. Однако на более рыхлой среде (манная крупа) хищник иногда не прививается при средних (оптимальных для муки) концентрациях жертв. Выяснение причин этого неприрививания требует специальных исследований.

3. При одних и тех же начальных концентрациях, но в разной температуре взаимодействие Aleuroglyphus ovatus и Cheyletus eruditus протекает различно. При температуре выше или ниже оптимальной уничтожение одного вида другим затягивается. Ориентировочно эта оптимальная температура лежит при 23—25°.

4. Хищники пожирают не только Aleuroglyphus ovatus, но и друг друга, причем каннибализм у них наблюдался только при отсутствии или очень малом количестве жертв. Из состава популяции Aleuroglyphus ovatus более привлекательными для Cheyletus eruditus являются, повидимому, взрослые крупные самки.

5. Результаты наших опытов показывают, что взаимодействие хищных и вредных клещей в естественной среде их обитания носит такой характер, что здесь могут возникнуть лишь „релаксационные" колебания численности популяции, и длительное непрерывное колебательное взаимодействие между двумя видами оказывается невозможным.

В заключение автор считает своим долгом выразить благодарность Г. Ф. Гаузе и В. В. Алпатову за ряд ценных указаний.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаузе Г. Ф., О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий, Зоол. журн., т XIII, вып. 1, 1934.—2. Gause G. F., Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the number of animals, Journal of Experimenta. Biology, vol. XII, Nr. I, pp. 44—48, January 1935.—3. Гаузе Г. Ф. и Витт А. А., О периодических колебаниях численности популяций. Математическая теория релаксационного взаимодействия между хищниками и жертвами и ее применение к популяциям двух простейших, Изв. Академии наук СССР, 1934.—4. Гаузе Г. Ф., Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях, Зоол. журн., вып. 2, 1935.—5. Gause G. F., Smaragdova N P. and Witt A. A., Further studies of interaction between predators and prey, Journ. of Animal Ecology, vol. 5, Nr. 1, 1936.—6. Prof. R. Newstead F. R. S. and H. Muriel Duvall M. Sc., Bionomic, morphological and economic Report on the Acarids of Stored Grain and Flour. Report of the Grain pasts war committee, Nr. 2, 1919.

THE INTERACTION BETWEEN PHYTOPHAGOUS AND PREDATORY MITES IN RELATION TO THEIR ENVIRONMENT AND CONCENTRATION

by *N. P. Smaragdova*

(Laboratory of Ecology, Institute of Zoology of the University of Moscow)

Summary

The investigations deal with the interaction between the prey (Aleuroglyphus ovatus, Troup.) and the predators (Cheyletus eruditus (Schrk) Ouds), inasmuch it depends on their numerical relations and on the medium they inhabit. Experiments were made with different concentrations of prey and predators in a proportion of 5 to 688 Aleuroglyphus ovatus, to 5—7 Cheyletus eruditus.

Experiments were also made with a repeated introduction into the culture of an equal number of mites (2 prey and 2 predators), at regular intervals of time, beginning with one introduction daily, and then increasing the time interval gradually, to one introduction every 12th day. Lastly experiments were carried out on different media (flour, millet, mixture of flour and millet, semolina), the initial proportion between prey and predators being equal.

The experiments have shown that it is not with all the initial relations of Aleuroglyphus ovatus and Cheyletus eruditus, that the predators entirely exterminate the prey and finally die out themselves. If the concentration of Aleuroglyphus ovatus is very large or very small, the predators do not always take to the given conditions. On the other hand, there exists an optimal relation between the two species, in which the pernicious mites are most rapidly destroyed by the predators, a circumstance that may be of practical importance. In our experiments the optimal relation for the flour medium has been 150—200 Aleuroglyphus ovatus to 5 individuals of Cheyletus eruditus, in 2 gr. of flour.

Experiments with immigrations of different frequency have shown that with a frequent introduction of an equal number (2♀ Aleuroglyphus ovatus and 2 adult Cheyletus eruditus) of prey and predatory mites into a mixed culture, the predators predominate numerically. On the contrary, in cultures wher the same number of mites was introduced less frequently, it has been possible for Aleuroglyphus ovatus to develop.

In different conditions of habitat, the struggle for existence between the prey and predatory mites goes on with different intensity. The more compact the medium, the initial relations between prey and predators being the same, the slower does the destruction of the pernicious mites by the latter proceed. However, sometimes in a less compact medium the predators do not adapt themselves to the conditions of moderate concentration of the prey. The causes of such a lack of adaptation require a special investigation. The initial concentration being the same, but the temperatures different, above or below the optimum 23°—25°C, the destruction of one species by the other is delayed.

The predators not only devoured Aleuroglyphus ovatus, but also attacked one another, but this cannibalism among them was only observed when there was no prey, or very little of it. Out of Aleuroglyphus ovatus population, large adult females are apparently the most attractive and welcomed as food.

On the whole, our experiments had shown that the interaction of pernicious and predatory mites in the natural medium of their habitat is of such a character that here only «relaxation fluctuations» in number of the population can appear, and that a protracted unterrupted oscillatory interaction between the two species is not possible.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 4

АЗИАТСКАЯ САРАНЧА В ЮЖНЫХ ЛЕВОБЕРЕЖНЫХ РАЙОНАХ КУЙБЫШЕВСКОГО КРАЯ

Е. Х. Золотарев

Из лаборатории энтомологии Института зоологии Московского государственного университета (зав. акад. Н. М. Кулагин)

В конце июля 1935 г. в Безенчукском районе Куйбышевского края неожиданно были обнаружены плотные кулиги азиатской саранчи общей площадью до 1 900 га при плотности, доходившей местами до 100 и более штук на 1 м². Саранча уже окрылялась, что создавало реальную угрозу окружающим посевам.

Наркомземом Союза мне было поручено проверить сам факт массового лета саранчи и выяснить причины и источники ее появления. Литературные данные об азиатской саранче этого района совершенно отсутствуют.

Настоящая работа представляет собой естественно-исторический очерк района саранчевой вспышки 1935 г. с анализом причин и условий ее возникновения; одновременно выясняется саранчевая опасность этого района на ближайший ряд лет, и намечаются пути и меры ликвидации в нем саранчи.

I. ГРАНИЦЫ ОБСЛЕДОВАННОГО РАЙОНА, ЕГО ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ И ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЛИК

Обследованная территория Чапаевского, Безенчукского, Приволжского, Хворостянского, Пестравского и Колокольцовского районов Куйбышевского края с юга прилегает к Саратовскому краю, с запада и севера ограничивается Волгой, с востока — линией Чапаевск—Колокольцовка—Пестравка.

Вся эта местность носит степной характер.

В геологическом отношении поверхность этой территории в восточной ее части покрыта довольно мощными верхнетретичными и послетретичными легкими породами, скрывающими под собой древние осадки Пермской системы (пермские известняки); северо-западная и западная часть, непосредственно прилегающая к Волге, занимает область волжских речных отложений.

Характер покрывающих восточную часть района пород (пески и неслоистые бурые глины) определяет собой в общем равнинный, без особо резких повышений и понижений, сглаженный тип рельефа. Эта равнинность является еще более типичной для широкой верхней террасы Волги, где мы имеем обширное пространство почти идеально ровной поверхности. Эта равнина нарушается лишь двумя большими депрессиями — Большой и Малой Майтугами и несколькими блюдцеобразными западинками. Террасу прорезывает в восточной ее части река Степной Безенчук.

Что же касается характера рельефа надпойменной террасы и самой поймы Волги, то они представляют собой поверхность, обильно изрезанную ериками, озерками и старицами, чередующимися с грядами, перекатами и пр.

II. ОБЛАСТЬ АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ТЕРРАС ВОЛГИ И ЕЕ САРАНЧЕВЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ

а) Область древней террасы

Геоморфологически существование азиатской саранчи в обследованном районе в основном связано с долинными элементами Волги, поэтому именно на них необходимо остановиться более подробно.

Верхняя, или древняя, терраса Волги непосредственно примыкает к песчаному сырту, тянущемуся к западу от реки Чапаевки (Мочи) вдоль по реке Чагре. Она наиболее широка в области залегания майтужных депрессий. Ширина ее от села Обшаровки до границы с сыртом на юго-востоке равняется около 30 км. Высота над меженным уровнем Волги колеблется от 40 до 50 м. На западе эта терраса почти на всем протяжении от села Обшаровки и до Приволжья отделяется от надпойменной террасы ериком Тростянкой, у самого же Приволжья она непосредственно подмывается на протяжении 2 км Волгой. Ниже Приволжья появляется небольшая пойма, а еще ниже, до устья реки Чагры, терраса опять граничит с появляющейся здесь надпойменной террасой.

Единичные экземпляры азиатской саранчи в области третьей террасы не представляют редкости. Особенно же благоприятные условия для ее развития создаются в некоторые годы в более крупных, поросших луговолотной растительностью депрессиях.

Примером депрессий этого рода являются обе Майтуги, о которых дальше говорится особо.

б) Область надпойменной террасы

Средняя, или надпойменная, терраса на севере от села Екатериновки до села Обшаровки идет прерывистой полосой. От Обшаровки она получает значительное развитие, а ниже Приволжья хотя и появляется, но нигде не достигает достаточной мощности; в устье реки Чагры эта терраса сливается с незаливаемой частью ее долины.

Надпойменная терраса достигает 15—20 м высоты над меженным уровнем реки Волги и поэтому в половодье заливается лишь частично и только в годы с очень сильным подъемом воды.

Обилие ериков и озерков, обычно бурно заросших луговолотной растительностью, а также встречающиеся еще местами участки леса, сближают эту террасу с поймой и свидетельствуют о сравнительно недавнем ее обособлении от этой последней. В противоположность депрессиям верхней террасы понижения, ложбинки и озерки надпойменной террасы как правило сохраняют воду в своем центре на все лето, пополняясь, с одной стороны, за счет атмосферных остатков, и с другой—высоко подпирающими здесь грунтовыми водами.

Водоемы надпойменной террасы напоминают пойменные, но находятся в более зрелой, даже стареющей стадии, являясь скорее болотами, поросшими мхом в центре и мощным кольцом тростников (Phragmites communis L.) по периферии.

Обычно в пересохшей периферической части таких озер растут единичные кусты: Scirpus, Alisma, Plantago, Juncus, дальше Thyphalangustifolia, в незначительном количестве примыкающие к широкой зоне Phragmites communis; нижний ярус этой последней затянут Hypnum aduncum Hedw; в нем кое-где среди маленьких кочек Carex бочажки воды с Hydrocharis morsus-ranae. За зоной Phragmites в средней части озера свободная водная поверхность с расположенными на ней мховыми островами (Рахманова, 1933).

Положительные элементы рельефа и склоны терассы в основном распаханы и имеют супесчаную и песчаную почву со слабым развитием сорной растительности.

Из характерных сорных растений расположенных здесь паров и старопахотных участков могут быть названы мышей и просянка.

Одиночные экземпляры азиатской саранчи тут уже не составляют редкости. 1—2. IX.1935 мы ее находили спаривающейся и начавшую откладыватъ кубышки на верхних частях склонов, главным образом южной экспозиции, обычно на старопахотных участках.

Условия для развития здесь постэмбриональных стадий саранчи благоприятны; сухие и теплые с редким травянистым покровом участки старопахотных угодий вполне пригодны и для яйцекладки. Обилие же поблизости луговой растительности в понижениях и в тут же расположенных тростниковых озерах обеспечивает наличие корма.

в) Пойма реки Волги и другие прирусловые ее элементы

Надпойменная терраса постепенно переходит в пойму. Наибольшего своего развития последняя достигает в южной половине изгиба Самарской Луки (села Екатериновка—Обшаровка). Поверхность поймы занята влажными лугами, чередующимися с участками леса (уремами). Как те, так и другие станции являются абсолютно неподходящими для азиатской саранчи.

Из элементов поемного ландшафта некоторого внимания в саранчевом отношении заслуживают молодые песчаные образования русла Волги: прибрежные отмели, косы, острова и т. п.

Некоторыми высказывается предположение, что указанные образования могут являться местами массового размножения саранчи и, следовательно, быть источниками ее вспышек в Среднем Поволжье.

Как известно, начиная от села Красная Глина и до города Куйбышева, Волга не имеет левосторонней поймы. Благодаря Жигулям пойма не достигает сколько-нибудь значительного своего развития и по правому берегу. И только ниже, за городом Куйбышевым, берет свое начало обширная левобережная пойма протяжением около 150 км. Русло реки в этом месте изобилует массой песчаных островов, кос, отмелей и пр.

Морфологически эти наносные песчаные образования можно разделить на две категории: на сглаженно-покатые песчаные шлейфы кос и нижние половины островов, с одной стороны, и на возвышающиеся на несколько метров над меженным уровнем реки головные части островных песчаных образований—с другой. К первой же группе относится часто идущая вдоль берега реки узкая кромка песка. Образования первого типа, сильно влажные и нередко лишенные растительности, являются абсолютно неподходящими станциями для обитания азиатской саранчи.

Головные части песчаных островов Волги сложены из крупного отсортированного песка, крайне бедного питательными веществами. Поэтому травянистая растительность здесь не в состоянии создать сколько-нибудь сомкнутого травостоя. Древесная растительность представлена мощно разрастающимися кустами Salix. Поверхность песка свободна от каких бы то ни было органических остатков, суха и хорошо прогреваема солнцем.

Единичные экземпляры азиатской саранчи в этих местах встречаются, но какого они происхождения, сказать трудно; возможно, что они залетают сюда с берега или же развиваются здесь. Условия для постэмбрионального развития единичных экземпляров азиатской саранчи тут имеются: теплая, песчаная, быстро просыхающая с поверхности почва, редкий травострой, обширные площади среди растений, наконец, наличие кустиков злаков—все это позволяет летом развиваться единичным экземплярам саранчи.

Менее благоприятны эти места для перезимовки саранчевых кубышек. К числу отрицательных факторов, затрудняющих обитание здесь азиатской саранчи, следует причислить и весеннее половодье, которое ежегодно заносит поверхность новыми порциями песка, погребая под ним все бывшее еще с осени на его поверхности.

Центральные и срединные части островов, где отлагается в полую воду уже не песок, а илистые вещества, имеют обычно деревянистую растительность (ива, ольха, осина) и густой травянистый покров, что в совокупности с пониженным положением этих участков создает условия большой влажности и холодного микроклимата, неблагоприятные для развития саранчи.

Таким образом, в прирусловых образованиях обследованного участка Волги подходящих станций для развития азиатской саранчи в сколько-нибудь значительных размерах нет, и расценивать их как источник саранчевой опасности в условиях Среднего Поволжья нет никаких оснований.

III. МАЙТУГА, ЕЕ ПОЛОЖЕНИЕ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ГИДРОГРАФИЧЕСКИЙ И ПОЧВЕННЫЙ ОБЛИК, РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

Выше упоминалось, что Майтуга представляет собой депрессию на древней террасе Волги. Терраса эта, в наше время никогда не заливаемая, образовалась вследствие значительного понижения уровня Волги во время последней трансгрессии Арало-Каспийского бассейна.

По мнению Мазаровича майтужные депрессии представляли собой в прошлом систему старнц Волги, а еще раньше здесь было ее русло (Шихова, 1936).

Степь несколько повышается по направлению к западу от Майтуг, таким образом отделяя их от Волги повышением Приволжского края этой террасы.

С юга и юго-востока Майтуга ограничена сыртовым склоном. Отсутствие резкого расчленения этой террасы создает своеобразные условия ее гидрологического режима. Выпадающие атмосферные осадки почти целиком остаются на равнине, скопляясь в ее естественных понижениях. Этими же особенностями рельефа объясняется близкое к поверхности стояние в майтужных депрессиях грунтовых вод. Таким образом, питание Майтуг водой целиком зависит, с одной стороны, от выпадающих атмосферных осадков и, с другой — от уровня стояния грунтовых вод

Преобладающим типом почв на третьей террасе являются легкие и средние черноземы, в верхних слоях обычно обедненные гумусом и солями, вследствие усиленного вымывания просачивающимися вглубь осадками.

Что же касается собственно Майтуги, то почвенный комплекс депрессий Большой и Малой Майтуг заключает в себе возможные переходы от черноземов до солонцеватых почв и даже столбчатых солонцов. В местах же наибольшего увлажнения встречаются оподзоленные пятна или же луго-болотные и заболоченные почвы.

Такая комплексность в почвенном покрове ведет к частой смене типов растительности. М. В. Шихова (1936) для Большой Майтуги, например, выделяет четыре типа растительного покрова:

1) растительность солончакового комплекса;
2) растительность солонцевого комплекса;
3) солонцеватая типчаково-разнотравная степь;
4) заболоченные луга, осоковые болота и растительность озер.

Эти типы растительности имеются и на Малой Майтуге, явившейся в 1935 г. очагом массового размножения азиатской саранчи, так как она генетически и геологически родственна Большой Майтуге; различие лишь в масштабе того или иного явления.

Малая Майтуга отличается от Большой прежде всего более широким развитием зарослей тростника (Phragmites communis), занимающих большую часть ее западины. Соответственно осоково-болотная и луго-болотная зона не получают здесь сколько-нибудь значительного развития и представляют собой неширокие полосы по периферии тростников.

Обширное развитие тростников здесь связано, повидимому, с большой обводненностью Малой Майтуги по сравнению с Большой Майтугой. На Малой Майтуге вплоть до 1932 г. существовало постоянное, доходившее в центре до 1 м глубины озеро. Этим объясняется и меньшее разнообразие в растительных ассоциациях Малой Майтуги, чем в условиях Большой Майтуги.

В момент обследования Малой Майтуги центральная часть майтужной депрессии представляла собой дно высохшего озера. Растительность представляла собой редкий угнетенный (от 0,5 до 1 м высоты) тростник (Phragmites communis L.) и кое-где слабые кустики Thypha angustifolia L. Местами расположены пятна кустов Carex intermedia Good.

Тростник в период нашего обследования на всей площади около 8 000 га оказался поеденным саранчей начисто, так что стояли лишь одни стебли, совершенно лишенные листьев; так же значительно были погрызены и листья Thypha angustifolia L.

На поверхности почвы масса экскрементов саранчи; всюду встречались ее окрыленные особи, кое-где образующие небольшие скопления-стайки. Изредка попадали саранчуки пятого возраста. Все это — остатки от вылетевших стай.

Тростники опоясаны зоной осок. Основным доминирующим растением этой зоны являются осоки Carex vesicaria L. и Carex caespitosa L. и вкрапленные среди них сильно угнетенные растеньица тростника; высота травостоя не превышает 30 см.

Далее, за зоной осок следует комплексная зона солонцевато-солончаковой растительности. При этом основным, создающим фон растением здесь является пырей (Agropirum repens L.). Поверхность почвы нередко имеет выцветы солей.

Наиболее засоленные участки имеют здесь чистые куртинки из бескильницы (Atropis convoluta Grisel). Другие же совсем лишены растительности, если не считать едва заметных (5—10 см высоты) чахлых проростков шпорыша (Polygonum aviculare L.).

В этой зоне пырея и в предыдущей зоне осок экземпляры саранчи уже встречались гораздо реже.

IV. ПРИЧИНЫ, ОБУСЛОВИВШИЕ НАКОПЛЕНИЕ И ВСПЫШКУ АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ В УСЛОВИЯХ МАЙТУГИ

Из того, что известно о причинах саранчевых вспышек в б. Средней России, следует, что массовое появление в тот или иной год саранчи обусловливается характером погоды двух-трех лет, предшествующих году вспышки (Предтеченский, 1925, 1928, 1930, 1930а; Олсуфьев, 1930; Золотарев, 1934, 1936). Поэтому и мы, рассматривая причины данной вспышки, прежде всего проанализируем погоду предшествующих ей лет.

В основу проведенного далее анализа погоды лет, предшествующих массовому появлению азиатской саранчи в Майтуге в 1935 г., положены данные ближайших к Майтуге Безенчукской и Ольгинской метеорологических станций.

а) Постэмбриональный период развития саранчи

В табл. 1 приводятся средние месячные температуры 1932—1934 гг., из которых видно, что температура периодов май — сентябрь 1932—1934 гг. незначительно уклонялись от нормы. Несколько пониженные средние температуры дает лето 1934 г., но это пониже-

Таблица 1. Средние месячные температуры воздуха Безенчук Куйбышевского края

Год	V	VI	VII	VIII	IX	Средняя за период V — IX
Средняя многолетняя	17,0	19,6	22,1	19,3	12,8	18,5
1932	16,5	21,3	20,4	22,4	13,4	18,8
1933	13,9	20,6	25,1	18,4	14,9	18,6
1934	17,7	17,1	23,2	20,1	11,8	18,0

ние вряд ли сильно могло тормозить процесс нарастания саранчевой популяции в Майтуге, если учесть, что дефицит в осадках, довольно сильно ощущавшийся в 1932 и 1933 гг. (табл. 2), продолжал чувствоваться и летом 1934 г.

Таблица 2. Месячные суммы осадков в мм Безенчук Куйбышевского края

Год	V	VI	VII	VIII	IX	Сумма осадков за период V—IX
Средняя многолетняя	36	42	39	43	39	199
1932	29	36	34	8	32	139
1933	24	10	11	38	24	107
1934	25	55	16	46	23	165

Эти соображения подкрепляются той конкретной картиной, которая имела место в Майтуге в этот период лет.

1932 и 1933 гг. — годы усыхания Майтуги, когда саранча в ней не имела еще возможности занять центральных пониженных участков, но уже «освоила» ее периферию. Возможность занять центральную часть Малой Майтуги представилась ей лишь летом 1934 г., когда Майтуга высохла совершенно. Микроклимат в осушенном центре среди угнетенных и поредевших тростников, даже при наличии несколько пониженной температуры лета, мало чем отличался от микроклимата периферийных участков усыхавшей Майтуги, хотя и в несколько более теплые и сухие 1932—1933 гг.

Вообще же условия погоды вегетационного периода в данном районе, повидимому, не играют такой исключительной роли в нарастании популяции азиатской саранчи, как это имеет место в ее среднерусских очагах.

б) Эмбриональный период

Переходя к разбору особенностей зимней половины года — периода эмбриональной стадии саранчи, — следует отметить, что необходимым условием увеличения количества саранчи в данном случае является отсутствие гибели яичек от грибных заболеваний и от неблагоприятных условий погоды, особенно в зимне-весенний период [1].

[1] Исключая конечно, случаи гибели, например, от затопления кубышек водой, что в разбираемом нами случае не имело места.

Предтеченский (1928) для среднерусских резерваций считает, что годы, в которые происходит нарастание численности саранчевой популяции, отличаются пониженными температурами октября и ноября и пониженным количеством осадков, что препятствует развитию грибных заболеваний кубышек.

Однако разбираемый нами случай последующего нарастания численности саранчи в Майтуге на протяжении 1932, 1933 и 1934 гг. не позволяет подтвердить это положение.

Из табл. 3, где приведены средние месячные температуры и суммы осадков по Безенчуку для октября и ноября, нельзя сделать вывода об их большей сухости и более низкой температуре по сравнению с нормой.

Таблица 3. Безенчук, Куйбышевский край

Год	Температуры			Суммы осадков		
	X	XI	Средние за период X–XI	X	XI	Сумма за период X—XI
Средняя многолетняя	6,6	—2,6	+2,0	35	30	65
1932	6,9	—3,5	+1,7	32	7	39
1933	3,9	—2,9	+0,5	10	66	76
1934	11,8	—1,7	+5,0	57	23	80

Вообще представляется мало вероятным, чтобы несколько повышенные температуры октября — ноября в этих местах даже в комбинации с увеличенной влажностью почвы могли привести к существенному увеличению грибных заболеваний кубышек, потому что даже в южных резервациях, где осени теплее и кубышки закладываются в более влажных местах, чем на севере, случаи массовой их гибели от грибных болезней не так уже часты.

Мои работы по азиатской саранче в Западной области (Золотарев, 1934, 1936) также показали, что и там грибные заболевания кубышек не играют большой роли в снижении численности саранчи. Бо́льшое значение в этом отношении имеют температуры и режим влажности почвы в зимне-весенний период.

Если зимой в Западной области кубышки саранчи могут вымерзать, то тем более, казалось бы, значительна должна была бы быть их гибель в условиях более суровой зимы Заволжья.

Таблица 4. Средние месячные температуры зимы

Метстанция	Год	XI	XII	I	II	III	Средние за зиму
Навля Западной области	1933/34	—0,1	—12,8	— 8,7	— 6,1	—1,0	— 5,7
Безенчук Куйбышевского края	1932/33	—3,5	— 5,8	—16,8	—18,4	—7,4	—10,4
	1933/34	—2,9	—16,4	—16,0	— 8,9	—9,3	—10,7
	1934/35	—1,7	—14,6	—15,0	— 7,3	—5,8	— 8,9

В табл. 4 сопоставлены средние месячные температуры зимы за годы нарастания саранчи в Майтуге для Безенчука и температуры критической для саранчи зимы в Западной области 1933/34 г. по дан-

ным Навлинской метеорологической станции. Из таблицы следует, что даже зимы в годы нарастания саранчи в Майтуге были более суровы, чем зима 1933/34 г. в Западной области.

О том, что зимы в условиях Безенчукского района действительно вообще более суровы, чем в районах обитания азиатской саранчи в Западной области, следует из табл. 5, в которой приводятся средние многолетние данные по Брасову (Западная область) и Безенчуку.

Таблица 5. Средние многолетние месячные температуры воздуха

Метстанция	XI	XII	I	II	III	Средние за зиму
Брасово	—1,5	— 6,1	— 9,2	— 7,5	—3,2	— 5,5
Безенчук	—2,6	—10,1	—12,6	—16,1	—9,9	—10,3

Таким образом, из приведенного сравнения, казалось бы, должен следовать вывод, что раз саранча в Безенчукском районе не вымерла при температурах более низких, чем зимой 1933/34 г. в Западной

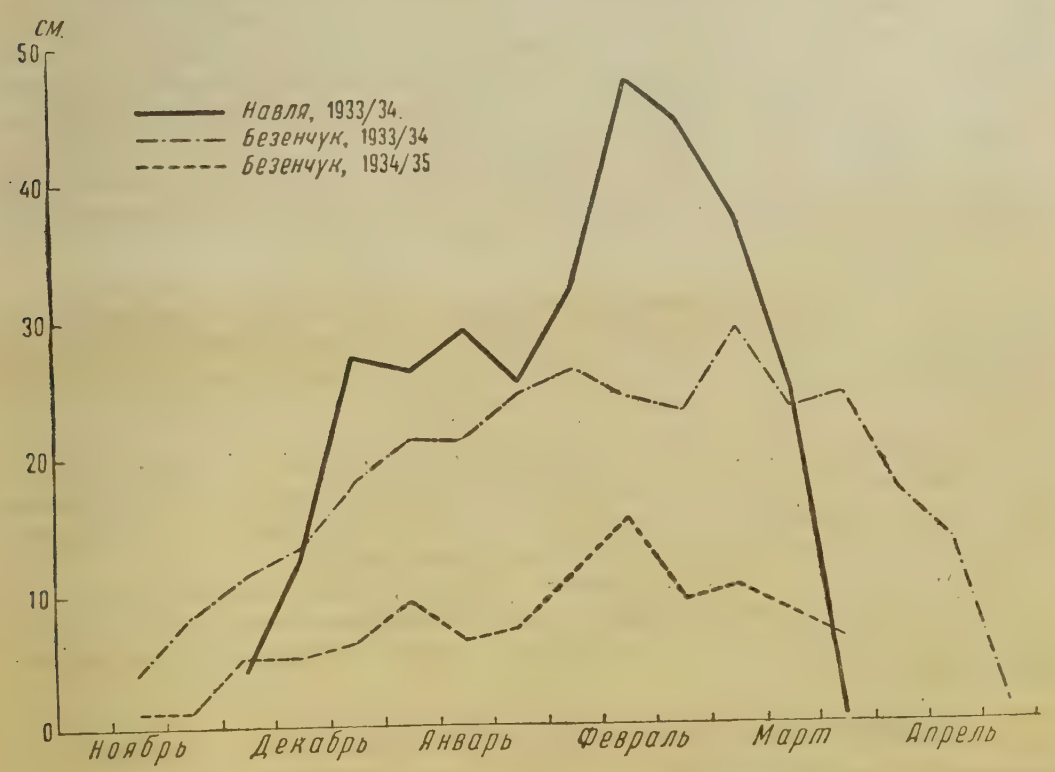


Рис. 1. Средняя высота снегового покрова в Западной области и Куйбышевском крае

области, то, следовательно, температура не имеет большого значения в ее динамике в Средней полосе Европейской части СССР. Это тем более, казалось бы, очевидно, что рассмотрение снегового покрова в Безенчуке и в Западной области (рис. 1) указывает, что и в этом отношении годы нарастания саранчи в Безенчукском районе были гораздо менее благоприятны, чем критическая для саранчи зима 1933/34 г. в Западной области.

Однако к такому выводу можно притти, ограничившись лишь поверхностным разбором фактов.

Для действительно обоснованного суждения по данному вопросу надо исходить из анализа тех конкретных условий, которые имелись не вообще в Безенчукском районе, а непосредственно в месте развития и нарастания численности азиатской саранчи, т. е. в майтужной депрессии.

Начало зимы 1935/36 г. в Безенчукском районе было исключительно малоснежным. Первый сколько-нибудь значительный снеговой покров установился лишь после двухдневного снегопада в начале второй декады января; до этого снегового покрова в степи не было совершенно. После установления снегового покрова оказалось, что глубина снегового покрова в майтужной депрессии в среднем в два раза превышала таковую на окружающей степи. Толщина снега в степи была 10—15 см, в Майтуге 25—30 см.

Снеговой покров майтужной депрессии отличается от такового на степи и значительно большей рыхлостью. Если на степи его плотность равнялась в среднем 0,17 г/см³, то в Майтуге соответствующая средняя была 0,07 г/см³. Кроме того, если в степи снег плотным слоем лежал прямо на поверхности почвы, то в Майтуге эта поверхность благодаря обилию сухих отмерших стеблей осок, камыша, тростника и т. д. изолировалась от снега значительной прослойкой воздуха. Рыхлая пелена снега лежала на этих отмерших частях растений. Большая толщина и рыхлость снега и специфический характер его залегания создавали особо благоприятные условия термической изоляции поверхностных слоев почвы от резких колебаний температуры воздуха, чего не было в степных условиях.

Следующая таблица дает представление о тех различиях в температурах воздуха и поверхности почвы, которые наблюдались в Майтуге и в окружающей степи в январе 1936 г.

	Температура воздуха	Температура поверхности почвы под снежным покровом
В степи	—10°	от — 8° до — 6,5°
„ Майтуге	—9,5°	„ — 4° „ — 2,5°

Совершенно ясно, что температуры поверхности почвы в Майтуге даже при сравнительно слабом морозе в воздухе несравненно выше, чем на окружающей Майтугу степи. При больших же морозах эта разница должна быть еще более значительной.

Итак, только исключительные условия, создаваемые обсохшей Майтугой, способствовали тому, что размножавшаяся здесь в летние половины года саранча благоприятно перезимовывала и не вымерзала зимой.

V. О МИКРОКЛИМАТЕ СТАЦИЙ АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ КАК ФАКТОРЕ ЕЕ ДИНАМИКИ

Рассмотренный выше материал дает ответ еще и на вопрос, почему в этих местах мы не имеем постоянной угрозы от азиатской саранчи.

Характеризуя волжские террасы (глава II), мы указывали на почти повсеместное и нередкое нахождение здесь отдельных экземпляров азиатской саранчи. Однако больше всего ее встречается на старопахотных участках надпойменной террасы, поросших различными сорняками, причем саранча здесь во время обследования (2. IX) встречалась, главным образом, на верхних половинах склонов южной экспозиции. Здесь она спаривалась и, повидимому, откладывала свои

кубышки [1]. Ниже по склонам, где кончается пахотная земля и начинается зона луговой, более сомкнутой и густой растительности, в ряде случаев постепенно переходящей в зону сначала ситниково-осоковую, а затем в тростниковую, окаймляющую озера или ерики, саранча отсутствовала. Сырость и относительная холодность микроклимата этих мест вынуждали саранчу обитать выше на верхних частях склонов, там же и откладывать свои яички. Миграция саранчи на эту сочную растительность для кормежки здесь несомненно имеет место. Таким образом, с точки зрения кормового запаса и мест кладки саранчей своих кубышек эти стации являются более чем подходящими.

Лето в Заволжье значительно более теплое и сухое, чем в других среднерусских резервациях азиатской саранчи (табл. 6). В отношении климата лета, особенно в нередкие здесь засушливые годы, этот район приближается к условиям южных резерваций.

Таблица 6. Средние многолетние температуры воздуха

Метстанции	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Средние за период IV—IX
Брасово	4,6	12,8	16,2	18,4	17,0	11,5	13,4
Земетчино	5,2	14,0	18,6	20,2	18,2	11,9	14,7
Сызрань	4,1	15,3	18,5	22,8	20,5	12,5	15,6
Безенчук	7,7	17,0	19,6	22,1	19,3	12,8	16,4
Астрахань	9,5	17,8	23,0	25,4	23,4	16,9	19,3
Кизляр	10,3	17,4	22,4	24,9	23,4	18,4	19,5
Краснодар	10,6	16,7	20,4	23,7	22,9	17,6	18,6

Поэтому естественно возникает вопрос, почему при наличии здесь всех указанных, казалось бы, благоприятных условий и особенно теплого и сухого лета, дающего возможность саранче быстро развиваться, достигать половозрелости и откладывать свои кубышки, массовая саранча в этих местах бывает крайне редко, гораздо реже, чем в более холодных и влажных по своему климату резервациях в Западной области и Мордовской АССР.

Причина этого явления все же лежит в климатических особенностях Заволжья, в первую очередь—в условиях перезимовки кубышек и в условиях развития яичек саранчи.

Для климата Заволжья характерна резкая континентальность. В Безенчуке абсолютная амплитуда температур достигает 80°. Совершенно свободны от морозов только июль и август. Наибольшим непостоянством температуры отличается апрель, когда как раз начинается развитие эмбрионов в яичках саранчи и они приобретают особую чувствительность к колебаниям температуры, особенно к низким температурам. Таяние снегов в Безенчукском районе происходит быстро, в 12—26 дней, и начинается обычно в конце марта или в начале апреля.

Зимовка саранчевых яичек в этих местах происходит следующим образом. Саранча закладывает свои кубышки на теплых южных песчаных склонах. Этим самым большая часть отложенных кубышек уже заранее обрекается на вымерзание, и только очень немногие из них, может быть единицы, благодаря какой-нибудь случайности или

[1] Нами ловились самки, недавно отложившие кубышки, о чем свидетельствовала застывшая пена на створках их яйцекладов.

тому, что они оказались отложенными несколько пониже, откуда снег зимой не сдувался, перезимовывают и дают как раз тех разрозненных особей, которые наблюдаются тут ежегодно.

Однако яички саранчи гибнут в этих условиях не только от вымерзания. Следующий опыт, поставленный в лабораторной обстановке, дает нам представление еще об одном факторе, ограничивающем размножение здесь азиатской саранчи.

В одинаковый объем воздушно-сухого песка были закопаны четыре партии кубышек саранчи и поставлены для развития в термостат при температуре 35°.

Первая партия кубышек не увлажнялась совершенно. Три следующих при постановке их в термостат были политы различными объемами воды: одна партия—5 см^3, другая — 10 см^3 и третья — 15 см^3. Последующего увлажнения не производилось. Результаты опыта получились следующие.

Яички первой партии не развились и высохли еще в самом начале. Яички второй (5 см^3) развились до известной стадии и погибли от высыхания с вполне сформированным и развитым зародышем. Яички четвертой партии, увлажненные 15 см^3 воды, благополучно развились, и из каждого яйца вывелся вполне нормальный саранчук. Яички же третьей партии, увлажнявшейся 10 см^3 воды, вполне развились, личинки вышли из своих яйцевых оболочек, но пробиться на поверхность даже через двухмиллиметровый слой сухого песка, отделявшего их от поверхности, оказались не в состоянии.

Таким образом, для нормального развития эмбриона саранчи необходим определенный минимум влаги в окружающей почве, причем этот минимум, как нам кажется, должен быть довольно значительным.

В описываемом опыте нормальное развитие достигалось только при увлажнении 15 см^3 воды 50 г сухого песка. При этом первоначально вода не только промачивала эту навеску песка насквозь (опыт ставился в широких пробирках), но и стояла некоторое время на его поверхности. Постепенность ее высыхания обусловливалась, во-первых, малой поверхностью испарения (диаметр пробирки 35 мм), а затем отсутствием движения воздуха в термостате.

В совершенно противоположных условиях оказываются кубышки на вышеописанных песчаных почвах надпойменной террасы Волги.

Быстро наступающая весна в несколько дней сгоняет сравнительно тонкую пелену снега с высоких точек рельефа и южных склонов, а ветер и высокие дневные температуры сменяющимися ночными заморозками быстро высушивают поверхностный слой песка. Яички саранчи при этом с самого же начала весны оказываются в условиях дефицита влаги в окружающем их слое песка. Чувствительность их к этому дефициту влаги особо остро сказывается, так как высокие дневные температуры вызывают развитие эмбриона.

Таким образом, в степной части Средней Волги вторым, кроме вымерзания кубышек, фактором, лимитирующим распространение азиатской саранчи, следует считать высыхание ее яичек и эмбрионов. Возможно, что в этом аспекте может быть понятно наличие плотностенных кубышек и плотных оболочек яиц у целого ряда степных видов саранчевых как адаптивное приспособление против высыхания.

Говоря о факторах динамики саранчи в рассматриваемом районе, мы не упомянули еще о биологических ее регуляторах. Есть все основания предполагать, что роль их крайне незначительна. Основанием этому может явиться свидетельство Ф. Н. Лебедева (1922) о слабой зараженности паразитами кубышек саранчи в период вспышки 1920 г., а также то, что вообще в условиях северных резерваций

азиатской саранчи паразиты в ее динамике не играют сколько-нибудь серьезной роли (Предтеченский, 1928; Олсуфьев, 1930; Золотарев, 1936).

Что же касается роли птиц и других животных в истреблении саранчи в этих местах, то они, возможно, имеют некоторое значение в ее динамике, но играют безусловно подчиненную роль. Рассматриваемый пример с нарастанием численности этого насекомого в Майтуге является иллюстрацией этого положения. Малая Майтуга служила в прошлом и служит в настоящее время местом остановки пролетной птицы и, кроме того, имеет и своих постоянных пернатых обитателей. Однако это не помешало массовому размножению здесь азиатской саранчи.

VI. О ПРИЧИНАХ ЭПИЗОДИЧЕСКИХ ВСПЫШЕК АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Данный случай с саранчей в Среднем Поволжье является наглядным примером роли рек и, в частности, их аллювиальных песчаных образований в продвижении (или сохранении) южных видов на север (ср. Беккер, 1905; Бойцова, 1931; Бей-Биенко, 1930).

Вышеприведенный анализ экологической обстановки и мест обитания азиатской саранчи в Среднем Поволжье показывает, благодаря возникновению каких именно условий осуществляется это продвижение. В общем можно охарактеризовать это как создание рекой азональных экологических стаций, которые по своему микроклимату сходны с южным типом местообитания данного животного.

В отличие от саранчевых резерваций б. Средней России, где саранчевые вспышки осуществляются благодаря наступлению двух или трех кряду засушливых и теплых лет, в условиях степной части Среднего Поволжья это оказывается еще недостаточным.

Как мы видели на примере саранчевой вспышки в Майтуге, для этого необходимы два главных условия: засуха и повышенное количество тепла, с одной стороны, и осушение большой территории озер, ериков, займищ и других отрицательных элементов рельефа долинного ландшафта Волги—с другой.

Указанные элементы свойственны, главным образом, области надпойменной террасы и пойме. Естественное же осушение их может осуществляться только при наличии нескольких лет кряду дефицита в осадках и повышенной температуры, а кроме того—и это является главным—благодаря низкому стоянию (также на протяжении ряда лет) воды в Волге. При этом последнее касается не только разлива Волги, но и уровня межени в летнее время, так как это способствует стягиванию грунтовых вод из области ее надпойменной террасы в пойму и в русло. Понижение же уровня воды в Волге в половодье и летом зависит не столько от условий увлажнения в Среднем Поволжье, сколько от количества осадков, выпадающих в районе ее водосборного бассейна.

Поэтому для осуществления массовой вспышки азиатской саранчи в условиях степной части Среднего Поволжья необходимо стечение следующих редко совпадающих обстоятельств, а именно:

1. Сокращение притока воды в Волгу с ее водосборного бассейна, что становится возможным лишь при охвате огромного района ее водосборной площади сильной засухой.

2. Понижение уровня воды в реке, отсутствие высоких паводков, понижение уровня грунтовых вод. В комбинации с повышенными тем-

пературами это должно повлечь за собой усыхание и естественную временную мелиорацию озер и ильменей в области надпойменной террасы и поймы, могущих вскормить своей пышной растительностью массовое количество саранчи,

Все это должно осуществляться на протяжении ряда лет[1].

VII. МАЛАЯ МАЙТУГА И ЕЕ „САРАНЧЕВЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ" НА БЛИЖАЙШИЙ РЯД ЛЕТ

Итак, осушение Малой Майтуги явилось основной причиной массового размножения в ней азиатской саранчи.

Поэтому, ставя перед собой задачу прогноза, следует выяснить, в чем причины осушения Малой Майтуги и сохранятся ли они, эти причины, на будущее.

Чтобы решить этот вопрос, зная, что питание Майтуги осуществляется в основном за счет стока атмосферных осадков, необходимо в первую очередь рассмотреть этот фактор.

Из анализа соответствующих метеорологических данных следует, что в период 1931—1934 гг. наблюдался некоторый дефицит в осадках, особенно в 1931 г., но он был слишком незначителен и вряд ли только исключительно им можно объяснить высыхание Майтуги.

Другим фактором явилось, вероятно, понижение уровня грунтовых вод. Не имея, к сожалению, фактических материалов по этому вопросу, укажем, что к признанию именно этой причины мелиорации Майтуги склоняются и почвоведы Нижне-Волго проекта П. И. Орлов и К. М. Смирнова, впервые обнаружившие в ней саранчу.

Вообще колебания уровня грунтовых вод в условиях сильно водопроницаемых грунтов этой местности не представляют сколько-нибудь редкого явления. Не исключена также возможность действия уменьшения стока талых вод и воды от дождей в Майтужную западину с ее склонов вследствие дополнительной распашки их и увеличения поглотительной способности влаги обрабатываемым слоем почвы. Последнее является результатом улучшения агротехнических приемов возделывания полей окружающими колхозами (увеличение глубины вспашки, чистые пары и пр.), а оно несомненно.

Наконец, необходимо отметить влияние на ускорение процесса мелиорации Майтуги и того обстоятельства, что в последние три года отсутствовал контроль за спуском из нее воды для поливки лугов через искусственно прорытую канаву, шлюзовая система которой давно уже пришла в ветхость. Все эти моменты и явились причиной высыхания Майтуги.

Выяснив, таким образом, причины осушения Майтуги в 1931—1934 гг., можно с значительной степенью вероятности сказать, что́ ее ожидает в ближайший ряд лет и каково ее „саранчевое будущее". Постольку, поскольку причины осушения Малой Майтуги, повидимому, не могут перестать действовать как-либо сразу, будущее Майтуги—в дальнейшем ее осушении и сопутствующем ему осолонении. Угнетенные к настоящему времени тростниковые заросли постепенно будут угнетаться и дальше, пока не уступят место солончаковой растительности, что уже произошло с соседней Большой Майтугой.

---

[1] Здесь мы обсуждаем только роль степной части долины Волги в возникновении саранчевой вспышки в Среднем Поволжье, не затрагивая других возможных ее источников, повидимому, имевших значение в развитии и поддержании вспышки 1920—1924 гг; например, порядочных площадей сосновых боров от Ставрополя и выше, которые также, вероятно, имели значение в этом отношении.

Процесс этот может протекать с различной интенсивностью и растягиваться во времени, то замедляясь, то останавливаясь совсем, то продолжаясь дальше, но такова тенденция дальнейшего развития Малой Майтуги. Захаров (1930), изучая изменения Кубанских плавней под влиянием мелиорации, указывает, что процесс мелиорирования бывшей до этого под водой плавневой территории совсем не исключает вопроса о саранчевой неблагонадежности этих мест, но, наоборот, ставит его с еще большей остротой.

Изменения в растительном облике мелиорируемой площади и ее микроклимате совсем не устраняют возможность поселения и массового размножения тут азиатской саранчи, но, особенно в степной полосе Средней Волги, создают все условия для наиболее интенсивного ее размножения. Иллюстрацией этого положения и является эпизод с саранчей на Малой Майтуге в 1935 г.

Итак, у нас нет никаких оснований думать, что саранчевая вспышка в Малой Майтуге окончится 1935 г. и что саранчи там не будет в 1936 и ближайшие годы[1]. Все изложенное выше и тот факт, что в момент обследования Майтуги (Золотарев, 1935) в ней находилось значительное количество не улетевшей с основной массой саранчи, требует предостеречь от излишней успокоенности на этот счет земельные организации Куйбышевского края и сигнализировать им о необходимости подготовки и проведения противосаранчевых мер.

Такими мерами в первую очередь должны явиться:

1. Организация осенней и поверочной весенней регистрации кубышек.

2. Своевременное начало и четкая организация истребительных работ. При этом мы уверены в том, что в условиях Малой Майтуги это обеспечит полную ликвидацию там саранчи в один год, так как условия местности и условия погоды летом крайне благоприятны для успешной борьбы с саранчей, особенно авиаметодом.

3. Эти работы должны быть проведены экспедиционным порядком, так как опыт борьбы 1935 г. разрозненными усилиями отдельных колхозов и сельсоветов абсолютно себя не оправдал: саранча своевременно не была замечена, борьба началась с недопустимым запозданием, а в конечном результате вылетевшие плотные стаи (свыше 1 000 га) были „потеряны".

Эти „потерянные" стаи, совершенно ускользнувшие от регистрации, смогут послужить источником новых саранчевых „неожиданностей".

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Остановимся на наиболее существенных выводах.

Азиатская саранча в степной части Среднего Поволжья в пределах Куйбышевского края в своем распространении приурочена, главным образом, к террасам Волги. Благодаря значительной континентальности климата Заволжья и особенно малоснежности и суровости зим, часть кубышек саранчи, откладываемых осенью, в зимнее время и рано весной вымерзает, другая часть высыхает. Так осуществляется регулирование численности азиатской саранчи в этих местах. Ее массовая продукция в рассматриваемом районе становится возможной лишь при осушении стариц, западин и других видов депрессий, в ко-

[1] Лишь в том случае, если процесс высыхания и осолонения майтужной депрессии пойдет слишком быстро и это поведет к резкому сокращению кормовой базы саранчи. Ее массовая продукция станет невозможной, так как массовая продукция саранчи в этих местах осуществляется только на определенной стадии процесса осушения депрессий.

торых кубышки находятся уже в лучших условиях „утепления“ снежным покровом и поэтому благополучно перезимовывают и весной не страдают от недостатка влаги в почве. Обильная же и сочная растительность этих депрессий летом создает благоприятные условия для развития постэмбриональной стадии саранчи. Повышенное количество тепла в летний период и нередкие годы засух в этом районе также могут способствовать массовому размножению.

В настоящей работе и в двух других, относящихся к азиатской саранче в Западной области (Золотарев, 1934, 1936), мы попытались подойти к решению проблемы массового размножения, азиатской саранчи в средней полосе Европейской части СССР. При этом, не ограничиваясь выяснением вопроса о причинах нарастания численности и массовых вспышек азиатской саранчи в этих местах, мы осветили также и факторы, ограничивающие ее массовое размножение здесь в годы депрессий. Такой подход к проблеме существенно облегчает понимание причин массовых вспышек.

В этом отношении наши работы являются наглядной иллюстрацией справедливости мнения американского эколога Чепмана (Chapman, 1928, 1930) о том, что с точки зрения проблемы массового размножения одинаково важно выяснить как то, почему происходит нарастание популяции насекомого, так и то, почему вид не появляется в массовом количестве в спокойные годы, т. е. какие причины обусловливают угнетение его биотического потенциала.

Из русских авторов на необходимость такого подхода к проблеме указывает также П. А. Свириденко (1935).

В литературе зимовке насекомых и особенно снеговому покрову уделяется очень мало внимания. Об этом свидетельствует хотя бы тот факт, что в недавно вышедшей сводке литературы последнего пятилетия по вопросу о закономерностях массового размножения вредных насекомых (Гаузе, 1935) не упоминается ни одной работы, посвященной этому вопросу, нет даже вообще указания на роль холода и снегового покрова как фактора массового разножения вредных насекомых.

Между тем весьма вероятно, что в северных широтах в целом ряде случаев именно снеговой покров благодаря особенности его строения и способности сохранять под собой тепло является одним из главных факторов, определяющих не только распространение, но и численность насекомых. Это в первую очередь относится к южным видам, каковым является, например, азиатская саранча.

ЛИТЕРАТУРА

1. Архангельский А. Д., Геологическое строение СССР, Геоpазведиздат Ленинград — Москва, 1932.— 2. Бей-Биенко Г. Я., К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчевых (Orthoptera, Acrididae) в Западносибирской и Зайсанской низменностях, Тр. по защ. раст., сер. энт., том I, вып. I, Лгр., 1930.—3. Беккер Э., Новые данные по Colembola Московской губернии, в особенности ее южной окраины, Из. дневн. зоол. отд. Императорского о-ва люб. ест., т. III, № 6, 1905.—4. Бойцова М. К., Животное население нижних ярусов Pinetum cladinosum, Труды Пермского научно-исследовательского института, т. IV, вып. 1—2, 1931.—5. Гаузе Г. Ф., Закономерности массового размножения вредных насекомых (обзор литературы). Зоологический журнал, т. XIV, вып. 3, 1935.—6. Захаров Л. З. Мелиорирование Приазовских плавень и саранчевый вопрос на Кубани, Изв. Сев.-Кав. Край Стазра, т. V. Ростов-на-Дону, 1930.—7. Захаров Л. З., Краткий отчет об изучении саранчевых очагов Сарпинского района Калмобласти, рукопись, 1935.—8. Золотарев Е. X., Азиатская саранча в Западной области. На защиту урожая, № 8, 1934.—9. Золотарев Е. X.. Отчет Главзерно НКЗ об обследовании азиатской саранчи в Южных левобережных районах Куйбышевского края, рукопись, 1935.—10. Золотарев Е. X., Причины массового появления азиатской саранчи в Западной области в 1933 г. и полного ее исчезновения в 1934 г, Сборник Ин-та зоологии МГУ, № 3. 1936.—11. Неуструев С. и Прасолов Л.,

Материалы для оценки земель Самарской губ., Самарск. уезд. 1911.—12. Нижне-Волго-Проект, вып. 4: В. Д. Зайков, ГидрологияЗаволжья, ОНТИ, 1935.—13. Никольский В. В., Азиатская саранча, монография, 1925.—14. Олсуфьев Н. Г., Этюды по паразитам азиатской саранчи (Locusta migratoria L.) из отряда двукрылых и их сверхпаразитам. 1. Паразиты личинок и взрослых насекомых. Изв. Прикл энт., т. IV, вып. 1, 61—120, 40 рис., 4 диаг., 1929.—15. Олсуфьев Н. Г., К вопросу о периодичности азиатской саранчи, Тр. по защ. раст., сер. энт., т. I, вып. 1, 91—147. 16. Предтеченский С. А., К изучению азиатской саранчи Locusta migratoria L. в Средней России, Защ. раст., т. II, вып. 3, 1925.—17. Предтеченский С. А., Саранча Locusta migratoria L. Средней России. изд. Отд. прик. энт. ГИОА, т. III, вып. 2, 113—199, 1928.—18. Предтеченский С. А., Саранчевые Нижнего Поволжья, Зап. Астрах. станц. защ. раст., т. II, вып. 1, 1—116, 1928.—19. Предтеченский С. А., Гнездилища азиатской саранчи (Locusta mirgatoria L.), Рязано-Тамбовск. впадины, Тр. по защ. раст., сер. энт., т. I, вып. 1, 1930.—20. Предтеченский С. А., Практические результаты экологического изучения саранчи в Средней России, Тр. по защ. раст., сер. энт., т. I, вып. 1, 1930.—21. Рахманова П. И., Типы ландшафта Чапаевского и Приволжского административных районов с маляриологической точки зрения, Мед. паразитология, т. II, вып. 6, 1933.—22. Рубинштейн Е., Температура воздуха. Средняя месячная температура воздуха в Европейской части СССР, изд. ГГО, т. I, вып. 1, 1—128, Ленинград, 1926.—23. Рукавишников В. И., Материалы по изучению мух, паразитирующих в личиночной и взрослой фазах саранчи (Locusta migratoria L.), Тр. по защ. раст., сер. энт., т. I, вып. 1, 1930.—24. Свириденко П. А., Организация и планирование изучения вредителей сельскохозяйственных растений, Защита растений, сборник 2, Ленинград, 1935.—25. Справочник по водным ресурсам СССР, т. V, Нижнее Поволжье, Е. Г. М. С. Центр. бюро водного кадастра, Ленинград, 1934.—26. Трифонов А. С., Карта Куйбышевского края, 1935.—27. Уваров Б. П, Саранча и кобылки, Биб-ка хлопк. дела, кн. 8, Промиздат, 1927.—28. Филипьев И. Н., Вредные насекомые и другие животные в СССР в 1921—1924 гг., вып. 2., Саранчевые, стр. 57—176, 1926.—29. Шихова М. В., Солонцевые комплексы урочища Большая Майтуга, Советская ботаника (печатается), 1936.—30. Щукин И. С., Общая морфология суши, т. I, ОНТИ, 1934.—31. Яковлев С. А., Карта отложений четвертичной системы Европейской части СССР, Цент. разведочн. институт, 1932.—32. Chapman R. N., The quantitative analysis of environmental factors, Ecology, 9, III, 1928.—33. Chapman R. N., The measurement of the effects of ecological factors, IV intern. Congr. of Entomol., 2, 408, 1930.—34. Filipjev, The Locust Question in Sovet Russia, IV intern. Congr. Entomol., 2, 803—812, 1929.—35. Uvarov B., Locust and grasshoppers, London, Imp. Bur. of Entomol., 1928.

THE ASIATIC LOCUST IN THE SOUTHERN LEFT-BANK DISTRICTS OF THE KUIBYSHEFF PROVINCE

by E. Solotarev

From the Laboratory of Entomology, Zoological Institute of the Moscow State University (Head—Prof. N. M. Kulagin)

Summary

In the literature on the locust, the problem concerning the Asiatic locust of the Middle Volga district has remained practically without being elucidated till the present day. Meanwhile this district suffered most of all of this pest during the last outbreak in Middle Russia in 1920. The purpose of the present work is to fill up this gap partially at least, by throwing light on problems connected with the distribution and ecology of the Asiatic locust in the steppes of the Middle Volga district.

The distribution of the Asiatic locust in the above district is mainly confined to the Volga terraces where it always occurs in the warmest and driest sandy positive elements of the relief. Owing to a strongly continental climate of the Volga left-bank district and particularly to its severe winter with slight snowing, a part of the locust eggs, laid in these elevated places during autumn, is destroyed by the frost. According to the author, the freezing of the pods proves to be one of the primary factors of the Asiatic locust dynamics in the steppe district of the Middle

Volga. The drying up of eggs in spring due to a rapid loss of moisture in the surface layer of the sandy soil, constitutes another factor, analogous to the former in its significance.

A mass production of locusts in those localities may take place only along with the amelioration and drying up of negative elements of the relief, namely pools in old river-beds, river-arms, lakes and other kinds of depressions. The eggs of the locust, laid in such places, are less exposed to the fatal action of the winter frost, for they become well protected by a rather thin and mellow snow-layer which is not to be found on the positive elements of the relief because of the blowing off of the snow by the wind and a sparse grassy cover.

The abundant and rich vegetation of those dried up low spots of land creates favourable trophic conditions for a mass development of the locust post-embryonic stage. An increased amount of heat during summer-time and years of drought, not infrequent in the region considered, also serve to promote its mass reproduction.

There are hardly any reasons for ascribing a real importance to the rôle of biological factor controlling the number of the Asiatic locust under the conditions of the Middle Volga district.

In the present work, as well as in two others, devoted to the Asiatic locust in the Western Region, the author endeavours to elucidate, as compleleiy as possible, the problem connected with the factors of the locust dynamics, focussing his attention not only on the causes leading to mass outbreaks, but also on those annual conditions which prevent the insect to multiply in great numbers, without ceasing at the same time to limit its biotic potential.

In the above aspect the present work serves to illustrate the validity of the opinion emitted by the American ecologist Chapman (1928, 1930) to the effect that, from the standpoint of the mass reproduction problem, it is of equal importance to clear up the cause of the increase of the insects' population, as well as to explain the fact of the non-appearance of the species in a mass quantity in tranquil years, i. e., what are the conditions on which the drop of its biotic potiential depends. In the given work, first in the locust literature, the question is raised concerning the important rôle of the snow cover as a factor in the locust dynamics. This seems to be of special interest, because up to now the above mentioned factor had been considered as being almost deprived of any real importance by entomologists and other zoologists, while doubtless it offers the eggs of the locust means of protection against freezing, conditioning at the same time the dynamics of number of other harmful insects in northern latitudes, in particular, of such essentially southern forms as the Asiatic locust.

СОДЕРЖАНИЕ

INHALT

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,
Зоологический музей. Тел. 1-57-21

По вопросам подписки и доставки обращаться по адресу: Москва, Орликов пер., Дом книги, БИОМЕДГИЗ

СОДЕРЖАНИЕ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА, ТОМ XV ЗА 1936 Г.

Цена 4 руб.